W. P. HAY COLLECTION

W. P. Hay,
Central High School,
Washington, D.C.

Feb. 19th, 1896.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. E. KORSCHELT UND PROF. K. HEIDER
IN MARBURG I. H. IN BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

Poriferen, Cnidarier, Ctenophoren, Crustaceen, Palaeostraken, Insecten, Molluscoiden, Entoprocten, Tunicaten, Cephalochorda, bearbeitet von K. Heider.

Vermes, Enteropneusten, Echinodermen, Arachniden, Pentastomen, Pantopoden, Tardigraden, Onychophoren, Myriopoden, Mollusken, bearbeitet von E. Korschelt.

MIT 899 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1893.

QL
955
K84
v.1
Invert. Zool.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

DR. E. KORSCHELT UND DR. K. HEIDER,
PRIVATDOCENTEN A. D. KGL. UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

ERSTES HEFT.

No 1
Poriferen-Paxtopoden
SMITHSONIAN
SEP 17 1984
LIBRARIES

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1890.

W. P. Hay

Vorwort.

Der Umstand, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere seit dem Erscheinen von Balfour's „Treatise on Comparative Embryology" einer zusammenfassenden und übersichtlichen Darstellung entbehrt, und dass die specielle Litteratur dieses Faches seit dieser Zeit eine ungeheure Bereicherung erfahren hat, legte Jedem, der sich mit vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Fragen beschäftigt, das dringende Bedürfniss nach einer neuerlichen Zusammenfassung nahe. Da wir nun in den letzten Jahren, theils zum Zwecke abzuhaltender Collegien, theils aus Anlass specieller Untersuchungen einen beträchtlichen Theil der einschlägigen Litteratur durchgearbeitet hatten, so war es erklärlich, dass in uns der Gedanke auftauchte, diese Vorarbeiten zu nützen, das vorhandene Material zu ordnen, weiter zu bearbeiten und das Ganze in Buchform erscheinen zu lassen — ein Wagniss, das unternommen wurde und dessen erstes Ergebniss in Form dieses Heftes vorliegt.

Da wir uns zum Grundsatze gemacht hatten, bei Ausarbeitung des vorliegenden Werkes vom Speciellen zum Allgemeinen vorzuschreiten, und da bis zur Vollendung des Ganzen naturgemäss noch einige Zeit verstreichen wird, so glaubten wir uns den Dank des Lesers zu sichern, wenn wir schon jetzt die erste Hälfte des speciellen Theiles zur Ausgabe gelangen liessen. Die zweite Hälfte desselben, umfassend die Arthropoden, Mollusken, Molluskoiden, Tunicaten und Amphioxus, soll demnächst erscheinen, während wir den allgemeinen Theil und damit das ganze Buch noch im Laufe des Jahres 1890 abzuschliessen hoffen.

Um den speciellen Theil dieses Werkes nicht allzu unvermittelt zu eröffnen, haben wir demselben eine kurze allgemeine Einleitung vorausgeschickt.

Einer Erklärung und vielleicht auch Entschuldigung möchte die von uns gewählte Beschränkung des Stoffes auf die sog. wirbellosen Thiere bedürfen. Es haben uns hierbei ausschliesslich Gründe praktischer Natur geleitet. Maassgebend war besonders der Umstand, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere erst neuerdings

in ausgezeichneter Weise zusammenfassend bearbeitet worden ist, so wie die Ueberlegung, dass bei einer Beschränkung unserer Darstellung auf die Wirbellosen diesen eine um so eingehendere Behandlung zu Theil werden könnte.

Es mag uns gestattet sein, an dieser Stelle Herrn Geheimrath F. E. Schulze, der uns durch seinen Rath sowie durch seine Hülfe bei der Beschaffung der Litteratur auf das Liebenswürdigste unterstützt hat, ferner dem Herrn Verleger, der das Erscheinen des Buches in der vorliegenden Form ermöglichte, unsern besten Dank auszusprechen.

Berlin, im November 1889.

Die Verfasser.

Einleitung.

Die zoologische Forschung der letzten Jahrzehnte hat zur scharfen Trennung zweier Hauptabtheilungen des Thierreichs: Protozoa und Metazoa geführt. In der Gruppe der Protozoa oder Urthiere lässt sich das Individuum seinem Baue nach auf den Grundtypus einer Zelle zurückführen. Diese einzelligen Individuen leben entweder gesondert oder in grösserer Zahl zu Zellcolonieen oder Cormen vereinigt. Doch stehen auch in letzterem Falle die einzelnen Individuen einander dem Bau und der Function nach gleichwerthig gegenüber. In der Gruppe der Metazoa oder Keimblattthiere dagegen kommt es stets zur Ausbildung eines vielzelligen Organismus (Zellenstaat oder Zellencormus), im Bereich dessen die einzelnen Zellen ihre Selbstständigkeit zu Gunsten der Gesammtheit aufgeben und sich einer Arbeitstheilung anbequemen, durch welche ein Unterschied der einzelnen Zellen des Metazoen-Organismus ihrem Bau und ihrer Leistung nach bedingt ist. Während es durch diesen Polymorphismus der Zellen des Metazoenkörpers zur Entwicklung und Scheidung distincter Gewebe von specifischer Function kommt, gewinnt die Gesammt-Colonie eine höhere Leistungsfähigkeit und eine geschlossenere Einheit. Es entsteht auf diese Weise ein Individuum höherer Ordnung oder zweiten Grades, welches wir als Person bezeichnen. Auch diese Individuen der Metazoen können (durch unvollständige Trennung nach Knospungsprocessen) zu Colonieen vereinigt bleiben, und dann kommt es zur Bildung eines Individuums dritten Grades, des Thierstockes oder Cormus. Durch Anpassung der einzelnen den Stock zusammensetzenden Personen an verschiedene Functionen, Hand in Hand mit einer polymorphen Entwicklung derselben, kann auch hier die Ausbildung selbst einer höheren, functionellen Einheit erlangt werden.

Mit der unter den einzelnen Zellen des Metazoen-Organismus sich geltend machenden Arbeitstheilung hängt es zusammen, dass nicht sämmtlichen Zellen in gleicher Weise die Fähigkeit der Fortpflanzung des Gesammt-Organismus zukommt. Dieselbe ist vielmehr nur auf ganz bestimmte Zellen, welche als Fortpflanzungszellen (Eizelle und Samenzelle) bezeichnet werden, beschränkt; es sind diess Zellen, welche meist nur an ganz bestimmten Stellen des Metazoenorganismus (Genital-Organe, Gonaden) zur Ausbildung gelangen. Die Entwicklung der Metazoen nimmt mit der Verschmelzung zweier verschieden gestalteter, in der Regel verschiedenen Individuen entstammender Fortpflanzungszellen (Befruchtung) ihren Anfang. Man bezeichnet diese Art der Fortpflanzung als geschlechtliche Fortpflanzung. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist die typische Art der Fortpflanzung sämmtlicher Metazoen. Doch finden sich bei vielen Formen ungeschlechtliche Vermehrungsvorgänge (durch Theilung oder Knospung) in den Entwicklungs-Cyclus eingeschoben. Ist eine solche Intercalation eine normirte, so dass in gesetz-

mässiger Weise zwei verschieden gestaltete Generationen abwechseln, von denen die eine sich durch geschlechtliche Fortpflanzung die andere durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehrt, so bezeichnet man dieses Verhältniss als Metagenese oder Generationswechsel. Es kann jedoch auch der Fall eintreten, dass in gesetzmässiger Weise geschlechtlich sich fortpflanzende Generationen alterniren, von denen die eine hermaphroditisch oder parthenogenetisch, die andere getrennt geschlechtlich sich vermehrt. Auch hier kommt es zur heteromorphen Ausbildung beider Generationen. Wir bezeichnen diess Verhältniss als Heterogonie.

Insoferne das Individuum der Protozoa auf den Formwerth einer einzigen Zelle zurückzuführen ist, gehört die Entwicklungsgeschichte der Protozoa in das Bereich der Morphologie der Zelle. Sie wird aus diesem Grunde gewöhnlich aus dem engeren Kreis der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Thiere (vergleichenden Embryologie) ausgeschlossen und soll auch hier keine Berücksichtigung erfahren. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Thiere beschäftigt sich demnach mit der Entwicklung der Metazoen und vor Allem mit der Entwicklung derselben aus dem befruchteten Eie. Ihre Hauptaufgaben liegen in der Erforschung der Keimblätterbildung, der Entstehung der Organe und der Entwicklung der Gesammtform des Körpers. Ihr Endziel besteht in der Erkenntniss der Gesetze der Entwicklung, in der Bestimmung der Homologieen der Organe und in der Erschliessung der Stammesgeschichte der Metazoen.

Die Metazoa stellen einen einheitlichen Stamm des Thierreichs dar. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sämmtliche Metazoen auf eine gemeinsame Stamm- oder Ahnenform zurückzuführen sind und dass gewisse übereinstimmende Züge in der Entwicklungsweise der Metazoen in dieser gemeinsamen Abstammung ihre Ursache haben. Es lassen sich nämlich die ersten Entwicklungsstadien der Metazoen ungezwungen auf ein einheitliches Schema zurückführen, welches durch die nach Ablauf der Furchung zur Entwicklung kommenden Stadien der Blastula und Gastrula characterisirt ist. Man ist zur Annahme berechtigt, dass in diesen beiden Stadien die Recapitulation von Ahnenformen vorliegt, welche sämmtlichen Metazoen gemeinsam sind.

An den ersten Entwicklungsstadien der Metazoen kann man die Ausbildung einer Hauptaxe oder Primäraxe erkennen, deren Enden als animaler und vegetativer Pol unterschieden werden, weil bei der bald erfolgenden Differenzirung der beiden primären Keimblätter das in der Umgebung des animalen Poles zur Entwicklung kommende Blatt (Ectoderm) den Functionen der animalen Sphäre (Sinnesperception, Locomotion) vorsteht, während das an dem entgegengesetzten Pole sich bildende Keimblatt (Entoderm) vornehmlich den Functionen des vegetativen Lebens (so der Nahrungsaufnahme) gewidmet ist. Die Metazoen weisen demnach ursprünglich den monaxonen, heteropolen Bau auf. Vielfach kann man schon vor dem Beginn der Entwicklung an der Eizelle der Metazoen die Hauptaxe erkennen, indem das Keimbläschen (Kern der Eizelle) und eine dichtere Ansammlung von Bildungsdotter (Protoplasma) dem animalen Pole genähert ist und in der Region der vegetativen Eihälfte eine grössere Ansammlung von Nahrungsdotterpartikelchen sich erkennbar macht. Der animale Pol ist ausserdem durch die hier vor der Befruchtung zur Ausstossung kommenden Richtungskörper gekennzeichnet.

Der Process der Furchung des Eies, durch welchen nach erfolgter Befruchtung die Embryonalentwicklung eingeleitet wird, ist im Wesentlichen eine immer weiterschreitende, nach bestimmten Gesetzen ablaufende Theilung des Eies, durch welche dasselbe in eine Zahl von zunächst noch mehr indifferenten Zellen (Furchungskugeln, Blastomeren) zerlegt wird. Nach der Richtung, welche die Theilungsebenen hiebei einhalten, unterscheiden wir meridionale (d. h. in der Ebene der Hauptaxe verlaufende) und äquatoriale (d. h. auf derselben senkrecht stehende) Furchen. Es entstehen auf diese Weise Blastomeren, welche anfangs sphärisch, in späteren Stadien jedoch mehr oder weniger pyramidenförmig gestaltet und um einen im Inneren des Eies gelegenen Mittelpunkt radiär orientirt sind. Hier entsteht bald durch Auseinanderweichen der Zellen eine centrale Höhle, die Furchungshöhle oder v. Baer'sche Höhle (Blastocöl), welche im weiteren Verlauf der nun folgenden Zelltheilungen sich stetig vergrössert, während die Blastomeren sich zu einem diese Höhle umgebenden einschichtigen Epithel (Blastoderm) anordnen. Das so erreichte Entwicklungs-Stadium wird als Blastula oder Keimblase (Blastosphaera) bezeichnet. Auch an der einschichtigen Keimblase lässt sich eine Anordnung der Theile des Eies um die Hauptaxe deutlich erkennen. Meist sind die Zellen in der Umgebung des animalen Poles kleiner und ärmer an Nahrungsdotterpartikelchen, während die des vegetativen Abschnittes grösser und nahrungsdotterreicher sind und sich in Folge des hemmenden Einflusses, den der Nahrungsdotter ausübt, langsamer theilen. Die Wand der einschichtigen Keimblase stellt das erste Primär-Organ des Metazoenkörpers dar.

Aus dem Blastula-Stadium entwickelt sich im einfachsten Falle das nun folgende Gastrula-Stadium, indem die Zellschicht der vegetativen Hälfte sich abflacht und allmählich einbuchtet, so dass eine vom vegetativen Pole aus sich immer mehr und mehr vertiefende Einstülpung entsteht. Hiebei wird die Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) allmählich verdrängt und erhält sich oft nur als enger Spalt zwischen den beiden durch die geschilderte Umwandlung erzeugten Schichten der Körperwand. Das Gastrula-Stadium weist im Wesentlichen Sackform auf. Es umschliesst einen durch Einstülpung entstandenen Innenraum, welcher als Urdarmhöhle bezeichnet wird und welcher in der Region des vegetativen Poles mit einer Oeffnung, dem Urmund oder Prostoma (Blastoporus) sich nach aussen öffnet. Die Wand dieses Stadiums besteht aus zwei Zellschichten, einer äusseren, dem Ectoderm, welche sich von den Zellen des animalen Antheils der Blastosphaera herleitet, und einer inneren, dem Entoderm, welches aus Zellen der früheren vegetativen Hälfte besteht und durch den Process der Invagination (Einstülpung) in das Innere des Embryos gelangt ist. In der Region des Urmundes geht die Ectodermschicht in die Entodermschicht continuirlich über. Ectoderm und Entoderm stellen die beiden durch Differenzirung aus der einfachen Keimblase hervorgegangenen Primärorgane oder — wie man sie auch bezeichnet — die beiden primären Keimblätter dar. Das Gastrula-Stadium, welches sich unter verschiedenartigen Modificationen bei sämmtlichen Metazoen wiederfindet, erscheint als die Recapitulation einer hypothetischen Ahnenform (Gastraea), welche durch die Ausbildung des Urdarms gekennzeichnet war. Unter den heute lebenden Metazoen haben viele Cnidarier im Wesentlichen den Bau dieser hypothetischen Ahnenform beibehalten. Bei den höher entwickelten Formen gehen die beiden primären Keimblätter verschiedene

Umgestaltungen ein, durch welche weitere Organe zur Differenzirung gelangen. Auch schiebt sich eine zwischen beiden gelegene Zellschicht, das Mesoderm oder mittlere Keimblatt ein, von dessen Entstehung wir weiter unten sprechen werden. Von den beiden primären Keimblättern behält das Entoderm die ihm ursprünglich zukommende Function der Nahrungsaufnahme und Verdauung auch bei den höheren Metazoen bei. Es liefert allgemein das Epithel des Mitteldarms. Aus dem Ectoderm dagegen gehen für gewöhnlich die äussere Haut, das Nervensystem und die Sinnesorgane sowie die Epithelauskleidung der Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung hervor.

Wir haben oben eine Art der Entstehung des Blastula- und Gastrulastadiums geschildert, wie sie bei Weitem nicht allen Metazoen zukommt. Sie wurde als Typus herausgegriffen, weil viele der abweichenden Entwicklungsweisen sich ungezwungen auf das hier gegebene Schema unter Beachtung der vorhandenen störenden Einflüsse zurückführen lassen. Vielfach wird die Furchung, die Ausbildung der Keimblase und der Process der Gastrulation modificirt durch das Vorhandensein und die bestimmte Lagerung grösserer Mengen von Nahrungsdottermassen.

Am nächsten schliessen sich an das oben gegebene Schema gewisse an Nahrungsdotter arme Eier (z. B. das des Amphioxus, der Sagitta, der Echinodermen) an. Hier kommt es bei der Furchung zur Ausbildung von Blastomeren, die alle von ziemlich gleicher Grösse sind, so dass man an der ausgebildeten Keimblase nur einen geringfügigen Unterschied zwischen der Grösse der Blastomeren des animalen und vegetativen Poles erkennen kann. Doch sind auch hier die des vegetativen Poles in der Regel um ein Weniges umfangreicher. Wir bezeichnen diese Art der Furchung als totale und äquale Furchung. Total wird die Furchung genannt, weil die gesammte Masse des Eies durch die Theilung in Blastomeren zerlegt wird. Wegen der annähernd gleichen Grösse der resultirenden Blastomeren wird diese Furchungsart als äquale bezeichnet. Das durch dieselbe zu Stande kommende Blastula-Stadium mit grosser centraler Furchungshöhle bezeichnet man als Cöloblastula oder Archiblastula, während die durch einen Einstülpungsprocess daraus hervorgehende Gastrula als Invaginations-Gastrula oder embolische Gastrula benannt wird.

Bei den Eiern einiger Cnidarier, bes. Hydroiden, deren erste Entwicklung ganz nach der oben geschilderten Weise durch totale und äquale Furchung und darauf folgende Ausbildung einer Cöloblastula sich vollzieht, findet sich eine Art der Entodermbildung (Gastrulation), welche von der soeben geschilderten durch Invagination einigermassen verschieden ist, wenngleich sie sich auf dieselben zurückführen lässt. Es ist diess die Entodermbildung durch polare Einwucherung. Hier entsteht das Entoderm nicht durch Einstülpung der Zellen des hinteren vegetativen Poles, sondern die letzteren rücken aus dem Zusammenhang des Blastoderms heraus und wandern in das Blastocöl ein, welches auf diese Weise allmählich mit einer dichtgedrängten Masse von Entodermzellen erfüllt wird. Erst secundär tritt in derselben die Urdarmhöhle als Spaltraum auf, und es bildet sich eine Mundöffnung durch Dehiscenz der Wand. Man sieht, dass diese Art der Entodermbildung sich ungezwungen von der Bildung durch Einstülpung ableiten lässt, indem ihre wesentlichste Verschiedenheit von jener Bildungsweise darin besteht, dass die Entodermzellen schon zu Beginn der Einwucherung den epithelialen Zusammenhang aufgeben.

An den oben geschilderten Typus der totalen und äqualen Furchung schliessen sich zunächst Formen an, bei denen in der vegetativen Hälfte des Eies mehr oder weniger beträchtliche Mengen von Nahrungsdotter deponirt sind. Durch diese Einlagerung überwiegt der vegetative Antheil des Eies an Masse beträchtlich über den animalen Antheil. Es resultirt hieraus, dass bei dem Ablauf der Furchung, welche auch hier noch eine totale ist, die Furchungshöhle relativ klein erscheint und eine sehr excentrische dem animalen Pole genäherte Lagerung einnimmt. Die Wand der Keimblase, welche noch als Cöloblastula bezeichnet werden kann, weist in diesem Falle einen beträchtlichen Unterschied in der Dicke entsprechend dem animalen und dem vegetativen Pole auf. Wir bezeichnen diese Art der Furchung als totale inäquale Furchung und fassen die diesem Furchungstypus zugehörigen Formen mit denen des vorher geschilderten als holoblastische Eier zusammen. Die durch totale inäquale Furchung entstandene ungleichwandige Blastula kann im weiteren Verlaufe zur Ausbildung einer Invaginations-Gastrula führen. Nur wird in diesem Falle entsprechend der geringen Ausdehnung der Furchungshöhle auch das Urdarmlumen bloss verhältnissmässig geringe Tiefe aufweisen.

In einigen anderen Fällen dagegen (z. B. bei einigen Anneliden) kommt es nach Ablauf der totalen, inäqualen Furchung zur Ausbildung eines Blastulastadiums, bei welchem die Furchungshöhle auf ein Minimum reducirt ist. Aus der Furchung resultirt demnach eine mehr oder weniger solide Zellmasse (Sterroblastula), an der wir einen aus grossen, nahrungsdotterreichen Entodermelementen zusammengesetzten Antheil von einem aus kleinen Zellen bestehenden Ectodermantheil trennen können. Letzterer ist dem ersteren wie eine kleine Kappe in der Gegend des animalen Poles aufgelagert. Hier kann keine Gastrulation durch Einstülpung stattfinden, sondern das Gastrulastadium bildet sich, indem die kappenförmige Ectodermanlage allmählich durch Wachsthum sich vergrössert, wobei sich die Ränder derselben immer mehr über die Entodermmasse hinschieben, so dass die letztere schliesslich vollständig in den Ectodermsack aufgenommen wird. Wir bezeichnen das auf diese Weise entstehende solide Gastrulastadium als Umwachsungsgastrula oder epibolische Gastrula (Sterrogastrula). Es kommt hierbei ursprünglich nicht zur Ausbildung einer Urdarmhöhle, welche erst secundär als Spaltraum in der Entodermzellmasse sich entwickelt. Als Blastoporus müssen die Ränder der sich ausbreitenden Ectodermschicht angesehen werden. Derselbe ist demnach von einem sogenannten Dotterpropf ausgefüllt.

Das Vorhandensein grösserer Mengen von Nahrungsdotter im Bereich der vegetativen Eihälfte setzt dem Fortschreiten des Furchungsprocesses daselbst Hindernisse entgegen. Es kann bei Anhäufung grosser Nahrungsdotter-Mengen so weit kommen, dass dieser Theil des Eies sich anfänglich gar nicht mehr an der Furchung betheiligt, sondern dass bloss ein kleinerer in der Nähe des animalen Poles gelegener Theil des Eies, der vorwiegend aus Bildungsdotter besteht, in Blastomeren zerlegt wird. Solche Eier, die nur einer theilweisen Furchung unterliegen, bezeichnet man im Gegensatze zu den holoblastischen als meroblastische. Es kommt hiebei zur Ausbildung einer scheibenförmigen Embryonalanlage, welche der ungefurchten Nahrungsdottermasse entsprechend dem animalen Pole aufgelagert ist. Wir bezeichnen diesen Furchungstypus, welcher den extremsten Fall der inäqualen Furchung darstellt, als discoidale Furchung (sie kommt z. B. den Cephalopoden zu).

Ein eigenartiger Furchungstypus, welcher sich nicht der obigen Reihe einfügt, kommt im Kreise der Arthropoden zur Entwicklung. Während sich sämmtliche bisher betrachtete Eier durch eine mehr oder minder bedeutende Ansammlung von Nahrungsdotter im Bereich der vegetativen Hälfte des Eies auszeichneten (telolecithale Eier), die Vertheilung des Nahrungsdotters sonach eine excentrische war, weisen die Eier der Arthropoden eine derartig gleichmässige Vertheilung der Nahrungsdottermassen auf, dass das Centrum derselben mit dem Mittelpunkt des Eies zusammenfällt (centrolecithale Eier). Der erste Furchungskern liegt hier im Centrum des Eies, wo er durch Theilung in eine grosse Zahl von Kernen zerfällt, welche sich an die Peripherie des Eies gleichmässig vertheilen und daselbst zur Bildung einer Schicht gleichgestalteter kleiner Blastomeren Anlass geben. Diese Zellschicht stellt das Blastoderm dar, während die Furchungshöhle des so erreichten Blastulastadiums von der ungefurchten Nahrungsdottermasse erfüllt ist. Man bezeichnet diese Art der Furchung als superficiale Furchung.

Die bisher betrachteten Modificationen der Entwicklung erscheinen hauptsächlich durch die Menge und die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters bedingt. Wir haben nun noch einige Formen ins Auge zu fassen, welche durch die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters an die centrolecithalen Eier erinnern, welche aber durch die eigenthümliche Art der Entodermbildung sich als aberrante Formen kundgeben. In erster Linie ist hier zu erwähnen die bei Cnidariern (Hydroiden) verbreitete Form der Entodermbildung durch Delamination. Der typischste Fall dieser Art liegt in der Geryonidenentwicklung vor. Hier wird durch totale und äquale Furchung eine Cöloblastula gebildet, und es erfolgt hierauf eine Theilung der Zellen in der Weise, dass ein inneres dotterreicheres Theilstück von einem oberflächlichen dotterarmen Abschnitt getrennt wird. Auf diese Weise entsteht aus der einschichtigen Zellblase eine Anordnung der Zellen in zwei ineinandergelagerten Blasen, von denen die innere die Elemente des Entoderms, die äussere die des Ectoderms enthält. Man sieht, dass bei dieser Bildungsweise, welche sich nicht dem Schema der Gastrulation durch Einstülpung einordnen lässt, die Urdarmhöhle aus der Furchungshöhle hervorgeht.

Anscheinend wird ein Uebergang zwischen der Entodermbildung durch Delamination und der durch polare Einwucherung vermittelt durch eine Art der Entodermbildung, welche von Metschnikoff bei verschiedenen Hydroiden beobachtet ist und welche als multipolare (allseitige) Einwanderung bezeichnet wird, bei welcher von verschiedenen Punkten der Oberfläche einzelne Zellen des Blastoderms in das Blastocöl einwandern und hier eine Entodermzellmasse zusammensetzen. Immerhin steht der Process der Entodermbildung durch Delamination den übrigen Typen der Entodermbildung noch ziemlich isolirt und unerklärt gegenüber.

Der Delamination steht eine Art der Entodermbildung nahe, der man früher ein häufigeres Vorkommen zuschrieb, deren Verbreitungsgebiet jedoch bei genauerer Untersuchung der einzelnen Fälle immer mehr eingeengt wurde. Es sind diess Fälle, bei denen die Blastomeren keine radiäre Orientirung um einen im Inneren gelegenen Punkt und keine regelmässige Beziehung zu einer Furchungshöhle aufweisen. Solche Stadien, welche einen anscheinend ungeordneten, soliden, der Furchungshöhle entbehrenden Zellhaufen darstellen, hat man als Morula bezeichnet, und es wird angenommen, dass durch eine raschere Theilung der Zellen an der Oberfläche eine äussere Zellschicht sich von der inneren Zellmasse differenzirt, so dass auch hier die Trennung von Ectoderm

und Entoderm durch eine im ganzen Umkreise sich gleichmässig vollziehende Abspaltung zu Stande käme. Wir werden sehen, dass für manche Hydroiden und Anthozoen noch Fälle einer derartigen Entstehung der beiden primären Keimblätter angegeben wurden, doch dürfte wahrscheinlich ein grosser Theil der hieher bezogenen Fälle sich auf die epibolische Gastrulation zurückführen lassen. Das Morula-Stadium würde dann als ein auf irrthümliche Annahmen begründetes Schema zu eliminiren sein.

Wenngleich die zuletzt angeführten, auf wenige Metazoenformen beschränkten Arten der Entodermbildung einer einheitlichen Auffassung noch manche Schwierigkeiten in den Weg stellen, so ist doch wahrscheinlich, dass es bei genauerer Untersuchung gelingen dürfte, dieselben mit den vorher angeführten, weniger aberranten Typen in Uebereinstimmung zu bringen.

Wir haben gesehen, dass die dem Gastrula-Stadium zukommende Hauptaxe den vorderen oder apicalen (animalen) und den hinteren oder Prostompol mit einander verbindet. Bei den niedersten Typen der Metazoen, den Poriferen, Cnidariern und Ctenophoren, geht diese Primäraxe in die definitive Hauptaxe des Körpers über, daher diese Gruppen von Hatschek [1]) als Protaxonia den übrigen Metazoen, welche er als Heteraxonia oder Bilateria bezeichnet, gegenübergestellt werden. Bei den letzteren erleidet der Blastoporus eine secundäre Verlagerung, so dass die spätere Hauptaxe des Körpers nicht mehr auf die Primäraxe bezogen werden kann.

Der Schichtenbau der Metazoen wird ein complicirterer durch das Auftreten einer zwischen Ectoderm und Entoderm sich einschiebenden Zellschicht, welche sich in die als Rest der Furchungshöhle erscheinende primäre Leibeshöhle einlagert und als Mesoderm oder mittleres Keimblatt bezeichnet wird. Mit diesem Namen benennt man jede zwischen Ectoderm und Entoderm sich einschiebende und von beiden durch eine scharfe Grenze getrennte Zellschicht, ohne dass desshalb die Homologie dieser Schicht für die sämmtlichen Metazoen ausgesprochen wäre. Im Gegentheil zeigt es sich, dass bei den Protaxonia Mesodermschichten verschiedentlich selbstständig erworben wurden. Selbst für die Bilaterien ist die Homologie des Mesoderms in allen Gruppen noch nicht absolut sichergestellt, wenngleich dieselbe als wahrscheinlich angenommen werden kann.

Das Mesoderm der Bilaterien entsteht in der Regel aus dem primären Entoderm. Es wird hierdurch das primäre Entoderm in zwei Theile zerlegt: Mesoderm und secundäres Entoderm. Hinsichtlich der Art der Entstehung können wir zwei scharf gesonderte Typen unterscheiden: die Bildung aus zwei Urmesodermzellen und die Bildung durch Production von Urdarmdivertikeln.[2]) Der erstere Typus ist unter den Bilaterien sehr verbreitet. Es machen sich schon frühzeitig am Prostoma des Gastrulastadiums zwei differente Zellen bemerkbar, durch deren Lagerung die zwischen beiden durchschneidende Medianebene gekennzeichnet ist. Diese Zellen werden als Urmesodermzellen bezeichnet. Sie rücken in den Raum zwischen Ectoderm und Entoderm (also in die primäre Leibeshöhle) und geben durch Proliferation zur

[1]) Vgl. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888, pag. 40, sowie pag. 69 u. ff.

[2]) Als einen dritten Typus der Mesodermbildung könnte man vielleicht die Bildung eines Mesenchyms (vgl. unten pag. XII) anführen, in jenen Fällen, in welchen, wie bei den Nemertinen und Echinodermen, frühzeitig zahlreiche Wanderzellen in das Blastocöl einwandern. Doch möchte sich dieser Typus vielleicht auf einen der obengenannten zurückführen lassen.

Bildung zweier paariger Zellstreifen Anlass, welche als Mesodermstreifen bezeichnet werden, und von denen aus die Organe des Mesoderms angelegt werden. Die Mesodermbildung durch Production von Urdarmdivertikeln, wie sie den Chätognathen, Brachiopoden und Chordoniern zukommt, besteht in der Ausbildung paariger, sackförmiger Divertikel des Urdarms, welche abgeschnürt werden und nun als selbstständige Cölomsäcke den Organsystemen des Mesoderms den Ursprung geben. So verschieden diese beiden Arten der Mesodermbildung auch scheinen mögen, so lassen sie sich doch (ähnlich wie oben die Processe der Gastrulation durch Invagination und durch polare Einwucherung) auf ein einheitliches Schema zurückführen, wenn wir annehmen, dass im ersteren Falle die Mesodermelemente frühzeitig (als Urmesodermzellen) den epithelialen Verband des Entoderms verlassen, während im zweiten Falle die Mesodermzellmasse vorläufig in dem epithelialen Verbande bleibt und erst später durch die Divertikelbildung zur Lostrennung gebracht wird.

Hinsichtlich des späteren Schicksals des Mesoderms können wir — wenn wir von der Ausbildung der einzelnen Organe absehen — zwei Typen unterscheiden. In dem einen Falle lockert sich der Verband der Mesodermelemente, und sie verbreiten sich nach Art amöboider Wanderzellen im Raum der primären Leibeshöhle, den sie schliesslich vollständig mit einem Gewebe erfüllen, welches aus sternförmigen Wanderzellen besteht, die in einer gallertigen Grundsubstanz eingebettet sind. Dieses Gewebe bezeichnet man als Mesenchym (O. und R. Hertwig). Durch Auseinanderweichen der Zellen des Mesenchymgewebes können sich in demselben Lücken (Lacunen) bilden, welche zu grösseren Räumen zusammenfliessen können und so scheinbar eine Art Leibeshöhle darstellen. Derartige Räume belegt man mit dem Namen Pseudocöl.

In anderen Fällen wird der grösste Antheil des Mesoderms zur Bildung paariger Säcke aufgebraucht, in deren Wandung die Mesodermzellen epithelialen Zusammenhang besitzen, und welche als Cölomsäcke bezeichnet werden. Der in ihnen enthaltene Hohlraum stellt die echte Leibeshöhle oder das Cölom dar. Die paarigen Cölomsäcke umschliessen den Darmcanal vollständig, so dass über und unter dem Darm in der Medianlinie die Wandungen der Säcke zur Bildung von sog. Mesenterien zusammentreten. Die Leibeshöhle trennt das Mesoderm in zwei Schichten. Die äussere, dem Ectoderm anliegende Schicht wird als somatisches Blatt oder Hautmuskelblatt, die innere dem Entoderm anliegende Schicht als splanchnisches oder Darmfaserblatt bezeichnet.

Es giebt eine Anzahl von Thieren, bei denen das Mesoderm, abgesehen von den aus ihm hervorgegangenen specifischen Organen (Genitalorgane, Excretionsorgane) bloss Mesenchym liefert. So ist es bei den Plathelminthen der Fall. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Bilaterien dagegen kommt gleichzeitig Mesenchymbildung und Cölombildung vor, und es erfolgt hiebei eine Art von Concurrenz zwischen beiden Entwicklungsweisen des Mesoderms, so dass im einen Falle (Anneliden, Sagitta, Phoronis) die Cölombildungen, im anderen (Mollusken, Arthropoden) die Mesenchymbildungen überwiegen.

Aus dem Mesoderm gehen bei den Bilaterien die Muskulatur, die Genitalorgane, die als Nephridien bezeichneten Excretionsorgane, das Bindegewebe und Fettgewebe hervor.

I. Capitel.

PORIFEREN.

Die Spongien pflanzen sich auf geschlechtliche und ungeschlechtliche Weise fort. Zu den ungeschlechtlichen Vermehrungsarten haben wir zu zählen: 1) Die Sprossung oder Knospung, welche zur Bildung complicirter Stöcke oder Colonieen führen kann. 2) Die Bildung kleiner, vom Mutterleibe sich loslösender Knospen, welche selbstständig zu einem neuen Individuum auswachsen. 3) Die Fortpflanzung durch Gemmulae.

Die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Spongien aus dem befruchteten Ei haben noch kein einheitliches Bild für die Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe ergeben und stehen vielfach untereinander im Widerspruch. Als gemeinsame, für die Entwicklung sämmtlicher Spongien zutreffende Züge dürfen hervorgehoben werden:

1) Die Geschlechtsproducte entstehen im Bindegewebe des sog. Mesoderms aus Zellen, welche ursprünglich von den Bindegewebszellen dieser Schicht nicht zu unterscheiden sind.

2) Die Eier sind von keiner cuticularen Hülle (Chorion) oder Dotterhaut umgeben. Sie liegen nackt in einer von Endothel (Fig. 1 *e*) ausgekleideten Höhle im Mesoderm des Mutterkörpers. Hier findet die Ausstossung der Richtungskörperchen, die Befruchtung und die erste Entwicklung statt.

Fig. 1. Ei von Placina trilopha im mütterlichen Körper (nach Magdeburg) *r* Richtungskörperchen, *e* Endothelauskleidung.

Die Richtungskörperchen der Spongien wurden bisher vermisst. Nach neueren, noch nicht veröffentlichten Beobachtungen von Magdeburg zeigen sie bei Placina das für die meisten übrigen Metazoen typische Aussehen (Fig. 1 *r*). Auch die Vorgänge der Bildung derselben möchten sich wohl dem allgemeinen Schema einordnen lassen, während es nach den Mittheilungen Fiedler's (Zeitschr. f. Wiss. Zool. 47. Bd.) über Spongilla fast scheinen musste, als ob hier ein eigenartiger Typus der Bildung vorliege.

3) Die Eier durchlaufen eine totale Furchung und entwickeln sich im Mutterkörper zu rundlichen oder eiförmigen an der Oberfläche mit Geisseln besetzten Embryonen.

4) Wenn die Embryonen die Stufe der ovalen, an der Oberfläche mit Geisseln versehenen sog. Planula-Larve erreicht haben, schwärmen sie aus und durchlaufen ein Schwärmstadium, während dessen die Entwicklung nur geringe Fortschritte macht.

5) Nach vollzogener Festsetzung an eine fixe Unterlage erfolgt eine rasche Umbildung zu einem im Wesentlichen dem Mutterkörper gleichenden jungen Schwamm.

Wir können die bisher bekannt gewordenen Typen der Spongienentwicklung am besten nach der characteristischen Beschaffenheit des Schwärmstadiums übersichtlich anordnen.

I. Typus der Entwicklung durch ein sogenanntes Amphiblastula-Stadium.

Als Beispiel einer solchen diene uns die Entwicklung von Sycandra raphanus, welche uns durch Metschnikoff (No. 12 u. 13) und F. E. Schulze (No. 19 u. 22) bekannt geworden ist. Das Ei dieses Kalkschwammes

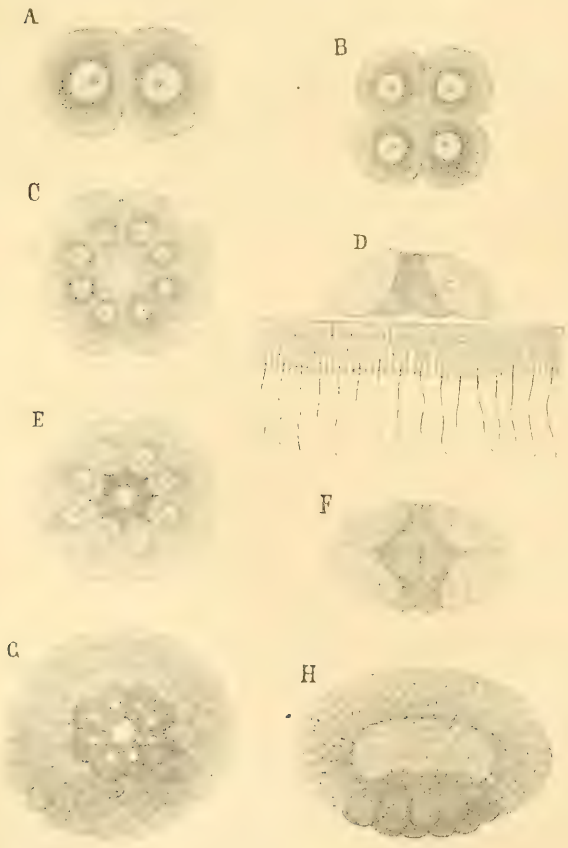


Fig. 2. Furchungsstadien von Sycandra raphanus (nach F. E. Schulze). *A* zweizelliges Stadium, *B* vierzelliges Stadium, *C* achtzelliges Stadium, *D* dasselbe im senkrechten Durchschnitt in seinem Verhältniss zum Kragenepithel des mütterlichen Radiärtubus (Schema). *E* sechszehnzelliges Stadium, *F* dasselbe im verticalen Durchschnitt (Schema). *G* späteres Furchungsstadium mit acht körnigen Zellen am unteren Pole. *H* Blastophaerastadium in der Seitenansicht. Im Innern die Furchungshöhle, unten körnige Zellen, sonst ein Epithel aus hohen säulenförmigen Zellen.

durchläuft eine totale und annähernd äquale Furchung, nur ist der Ablauf der Furchung durch die Lagebeziehung, welche der Embryo zu der Wand eines Radiärtubus des Mutterthiers gewinnt, einigermassen modificirt (Fig. 2).

Das Ei stellt eine nackte Zelle dar und liegt im Parenchym, der Wand eines Radiärtubus dicht an. Es wird zunächst in 2 gleich grosse Blastomeren (Fig. 2 *A*) getheilt durch eine Furche, welche auf der Wand des Radiärtubus senkrecht steht und mit Rücksicht auf die Orientirung des sich entwickelnden Embryos als Meridionalfurche bezeichnet werden muss. Durch eine weitere auf dieser ersten senkrechten Meridionalfurche zerfallen die beiden Furchungskugeln in vier nunmehr im Kreuz gestellte Blastomeren (Fig. 2 *B*), welche mit einer abgeplatteten Basalfläche der Wand des Radiärtubus anliegen und, da sie im Centrum nicht dicht aneinanderstossen, daselbst eine nach oben und unten offene Höhlung (die Furchungshöhle) zwischen sich einschliessen. Mit dem nächsten Furchungsact wird jede dieser 4 Zellen durch eine neue Meridionalfurche in zwei gleiche Stücke getheilt (Fig. 2 *C* u. *D*). Der Embryo besteht nun aus einem Kranz von 8 Zellen, welche die Furchungshöhle umschliessen. Da

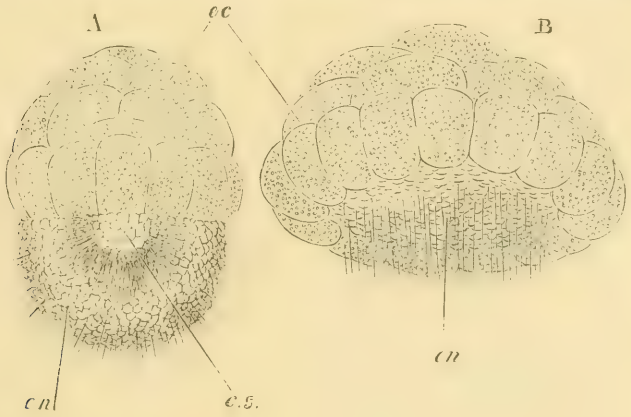


Fig. 3. Schwärmende Larvenstadien von Sycandra raphanus (nach F. E. Schulze aus Balfour's Handbuch). *A* Amphiblastulastadium. *B* Stadium mit beginnender Gastrulaeinstülpung. *cs* Furchungshöhle, *ec* spätere Ectodermzellen, *en* spätere Entodermzellen.

die Zellen mit breiter Basis der Wand des Tubus anliegen und nach der entgegengesetzten Richtung conisch sich zuspitzen, hat der Embryo ungefähr die Form eines Napfkuchens (Fig. 2 *D*). Durch eine zunächst auftretende äquatoriale Furche wird jede dieser 8 Zellen in ein oberes kleineres und unteres grösseres Segment zerlegt, und gleichzeitig ändert sich in diesem 16zelligen Stadium die Gesammtform des Embryos, welcher durch Vorwölbung seiner basalen Fläche die Gestalt einer biconvexen Linse annimmt (Fig. 2 *E* u. *F*). Die Furchungshöhle ist noch entsprechend beiden Polen geöffnet, doch ist die Oeffnung der oberen Seite schon bedeutend enger als die der unteren. Durch neue meridionale und äquatoriale Furchen geht der Embryo allmählich in ein vielzelliges Stadium über, das fast Kugelform besitzt und dem im Inneren eine ausgedehnte Furchungshöhle entspricht. Die Oeffnung am oberen Pole ist durch Zusammenrücken der Zellen verschwunden, während die der früheren Basalfläche entsprechende noch erhalten ist (Fig. 2 *G*). Hier

umschliessen dieselbe acht Zellen, welche sich bald durch zunehmende Grösse und durch ihr körniges Plasma auszeichnen. Nach Verschluss dieser unteren Oeffnung stellt der Embryo eine kugelige Blastosphaera dar.

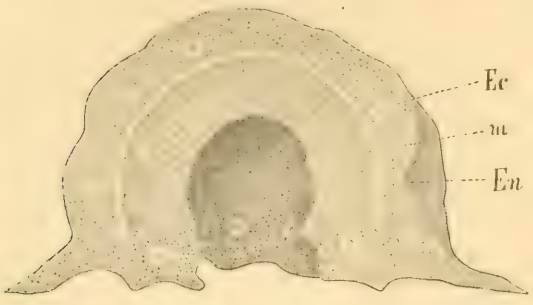


Fig. 4. Festsitzendes Gastrulastadium von Sycandra raphanus (nach F. E. Schulze). *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *m* Gallertausscheidung zwischen beiden Schichten (Rest der Furchungshöhle).

Während sich nun die körnigen Zellen vergrössern und bis zur Zahl von ungefähr 32 vermehren, strecken sich die übrigen Zellen unter fortschreitender Zunahme der Zahl zu hohen säulenförmigen Prismen (Fig. 2*H*), deren jedes an der Oberfläche eine Geissel zur Entwicklung bringt. Nun stülpen sich die grossen körnchenreichen Zellen in die Furchungshöhle ein, und damit ist das letzte im Mutterleib durchlaufene Stadium, das sog. Pseudogastrula-Stadium erreicht. Mit dem wirklichen Process der Gastrulation hat dasselbe nichts zu thun, sondern repräsentirt einen vorübergehenden Zustand, der vielleicht mit Rücksicht auf den Mechanismus des Ausschlüpfens erworben wurde.

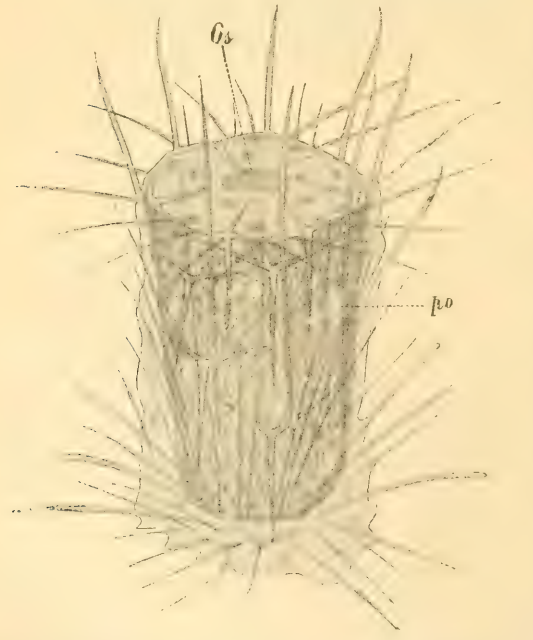


Fig. 5 a. Junges mörserförmiges Olynthus-Stadium von Sycandra raphanus. (Nach F. E. Schulze.) *Os* Osculum, *po* seitliche, zuführende Poren der Wand.

Wenn der Embryo ausgeschlüpft ist, so nimmt der eingestülpte Theil wieder seine frühere Lage an, und es erfolgt eine Streckung nach der Richtung der Hauptachse. Das nunmehr erreichte eiförmige Schwärmstadium wird als Amphiblastula (Fig. 3*A*) bezeichnet. Es besteht aus zwei histologisch differenten Hälften. Die beim Schwimmen nach vorne gerichtete Körperhälfte ist aus hohen, säulenförmigen Geisselzellen zusammengesetzt, während die grossen, körnchenreichen Zellen der hinteren Körperhälfte keine Geisseln tragen. Im Inneren bemerkt man die beträchtlich verkleinerte Furchungshöhle (*cs*).

Nach Ablauf des Schwärmerstadiums kurz vor der Festsetzung der

Larve erfolgt eine Verkürzung in der Richtung der Hauptaxe, welche hauptsächlich durch eine Abflachung der geisseltragenden früher vorgewölbten Zellschicht zu Stande kommt, und dieser Abflachung folgt rasch eine Einstülpung der betreffenden Zellschicht, durch welche die Furchungshöhle vollständig verdrängt wird. Dadurch ist ein mützenförmiges Gastrula-Stadium (Fig. 3*B*) erreicht. Die äussere Schicht körnchenreicher Zellen kann von nun an als Ectoderm angesprochen werden, und ein Kranz von circa 16 dieser Zellen, welche besonders auffällig sind und als Randzellen bezeichnet werden, umschliesst den weiten Gastrulamund oder Blastoporus, während die eingestülpte Geisselzellschicht das Entoderm darstellt.

Nun vollzieht sich die Festsetzung der Larve, indem sich dieselbe mit dem Umkreis des Gastrulamundes an eine Unterlage festheftet. Die Fixirung geschieht durch pseudopodienartige Ausläufer der Randzellen (Fig. 4). Der ganze Vorgang der Gastrulation und Festsetzung erfolgt ungemein rasch.

Ectoderm und Entoderm liegen im Gastrulastadium einander nicht dicht an, sondern man bemerkt zwischen beiden einen Spalt, der wohl als Rest der Furchungshöhle (Fig. 4*m*) gedeutet werden muss, und der von einer gallertigen, hyalinen Masse erfüllt ist. In diese Schicht wandern nach Metschnikoff einzelne der körnchenreichen Ectodermzellen ein und führen so zur Bildung des zwischen den beiden primären Schichten gelegenen Mesenchyms, des sog. Mesoderms. In diesen Zellen entstehen die ersten Scheletbildungen in der Form kleiner Stabnadeln. Erst später bilden sich Dreistrahler und schliesslich Vierstrahler.

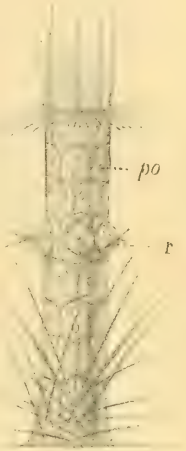


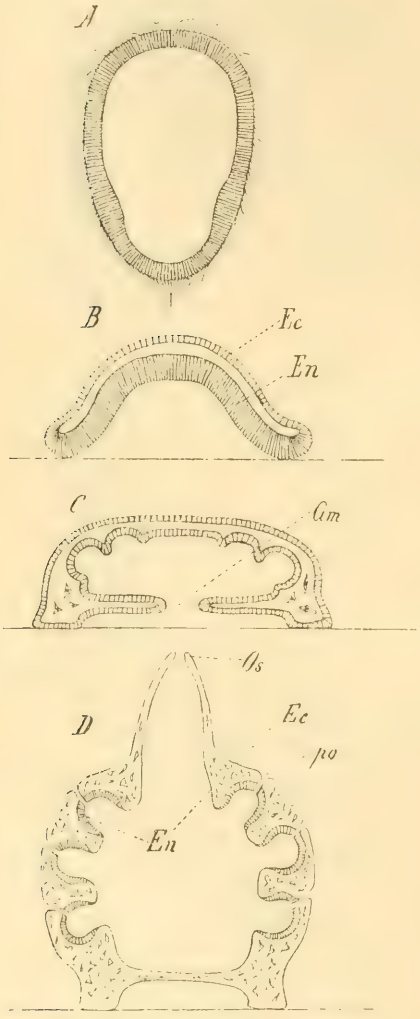
Fig. 5b. Aelteres festsitzendes Stadium von Sycandra raphanus mit der Anlage der ersten Radiärtuben *r*, *po* zuführende Pori.

Nachdem der Gastrulamund sich verengert und endlich geschlossen hat, streckt sich der allseitig geschlossene Hohlkörper der Larve nach der Richtung der Hauptaxe und wächst zu einer fassähnlichen oder cylindrischen Form aus (Fig. 5*a*), deren obere Fläche aus einer dünnen Membran besteht, die in ihrem Centrum eine bald sich erweiternde kreisrunde Öffnung gewinnt, die erste Anlage der Auswurfsöffnung (Osculum, *os*). Gleichzeitig treten in den Seitenwandungen Durchbohrungen auf, die zuführenden Oeffnungen oder Pori (*po*). Da nun auch das Epithellager des Entoderms den Character des Kragengeisselepithels gewinnt, so sind die für die Poriferen typischen Charactere in diesem asconenähnlichen Stadium (Fig. 5*a*, Olynthus) zur Vollendung gebracht. Die Ausbildung zum Sycon geschieht, indem die Radiärtuben als einfache Ausstülpungen der Leibeswand angelegt werden (Fig. 5*b*) und zwar in der Weise, dass zunächst ein Kranz von Radiärtuben ungefähr in der Mitte des Körpers auftritt, dem sich bald ein zweiter anschliesst u. s. f.

Das Amphiblastula-Stadium scheint dem Entwicklungskreis vieler Calcarea zuzukommen. Es wurde auch bei Ascandra contorta (Barrois), bei Ascandra Lieberkühnii (Keller) und Leucandra aspera (Keller, Metschnikoff) beobachtet. Die Gattung Ascetta entwickelt sich nach einem anderen Typus.

II. Typus der Entwicklung durch ein schwärmendes Coeloblastula-Stadium.

Das Ei von Oscarella lobularis (Halisarca lobularis) entwickelt sich in den der Geisselkammern entbehrenden Gewebsbalken der inneren Theile des mütterlichen Körpers und durchläuft eine totale und äquale Furchung, durch welche zunächst 2, dann 4, 8, 16 etc. gleich grosse, regelmässig geordnete Blastomeren gebildet werden. Das 16zellige Stadium lässt in seinem Inneren eine deutliche Furchungshöhle erkennen. Durch weitere Zellvermehrung kommt es zur Bildung einer Hohlkugel (Coeloblastula o. Archiblastula), deren Wand aus lauter gleich grossen cubischen, in einer Schicht geordneten Zellen besteht. Carter (No. 3), Barrois (No. 2), F. E. Schulze (No. 20).



Kurz vor dem Ausschwärmen strecken sich die Elemente der Wand zu hohen säulenförmigen Epithelzellen, welche an ihrem äusseren Ende je eine Geissel erhalten. Die ausschwärmende Larve (Fig. 6 *A*) besitzt annähernd Eiform und weist einen beim Schwimmen nach vorn gekehrten, stumpferen, gelblich gefärbten und einen hinteren spitzeren, braunröthlichen Pol auf. Die Wand besteht aus einer einzigen Schicht cylindrischer Geisselzellen. Der innere Hohlraum enthält keine Zellen und ist von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt. (F. E. Schulze.)

Durch Einstülpung des einen Pols der Larve geht dies

Fig. 6. Entwicklung von Oscarella, schematisch (nach Heider). *A* schwärmende Blastulalarve, *B* festsitzendes Gastrulastadium, *C* Stadium mit beginnendem Verschluss des Gastrulamundes (*Gm*) und Faltung des Entodermsackes, *D* junger Schwamm. *Os* Osculum, *po* zuführende Pori, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm.

Stadium in ein halbkugelförmiges Gastrula-Stadium über, welches sich nun — wie das von Sycandra — mit seinem Gastrula-Mund an eine Unterlage festheftet. (Fig. 6 *B*.) So entsteht ein flaches, mützenförmiges Larvenstadium, dessen Wand aus zwei Zellschichten (Ectoderm u. Entoderm)

besteht und dessen Innenraum als Urdarmhöhle betrachtet werden muss. Nun erfolgt der allmähliche Verschluss des weiten Gastrulamundes, und gleichzeitig entstehen durch einen complicirten Faltungsprocess die ersten Geisselkammern als Divertikel der Urdarmhöhle (Fig. 6 *C*). Durch Einwanderung von Zellen in den zwischen Ectoderm und Entoderm sich erstreckenden Raum entsteht die Bindegewebsschicht des Mesoderms. Zum Schlusse kommt am Scheitelpole eine schornsteinähnliche Aussackung der Körperwand zu Stande, durch deren Gipfel das Osculum (*Os*) durchbricht (Fig. 6 *D*). Die zuführenden Pori (*po*) bilden sich als Durchbohrungen an Stellen, wo die Geisselkammern dem Ectoderm naheliegen. Das später entstehende System zuführender Canäle muss auf Einstülpungen des Ectoderms, das der ableitenden Canäle auf Aussackungen des Entoderms zurückgeführt werden. Die Larve ist nicht mit ihrer ganzen Basalfläche festgewachsen, sondern ruht auf wenigen, füsschenförmigen Trägern (Fig. 6 *D*). (K. Heider, No. 8.)

Die Entwicklung der Placiniden scheint der von Oscarella nahe zu stehen. Die schwärmenden Larven lassen sich im Wesentlichen dem beschriebenen Typus unterordnen. Die Umwandlung in das festsitzende Stadium ist nicht genau erforscht; dagegen steht es fest, dass auch hier die Geisselkammern als Divertikel einer gemeinsamen centralen Höhle ihren Ursprung nehmen (F. E. Schulze).

III. Typus der Entwicklung durch ein Parenchymula-Stadium.

Die oberflächliche Schicht der schwärmenden Larve besteht aus einem aus hohen, geisseltragenden Zellen zusammengesetzten Cylinderepithel, welches einen von embryonalem Bindegewebe erfüllten Innenraum umschliesst.

a) Die oberflächliche Schicht weist ringsum ziemlich gleichgeformte Zellen auf.

Ascetta. Durch einen totalen und äqualen Furchungsprocess wird zunächst ein Coeloblastula-Stadium erreicht, das dem von Oscarella ähnlich ist. Aber noch vor dem Ausschlüpfen des in späteren Stadien Eiform gewinnenden Embryos beginnt die Einwanderung von Zellen in den inneren Hohlraum und zwar vom hinteren Pole der Larve aus. Auf diese Weise wird die primäre Leibeshöhle schliesslich mit einem bindegewebigen Mesenchym, der gemeinsamen Anlage des Mesoderms und Entoderms erfüllt, in welchem die definitive Gastralhöhle später als Spaltraum auftritt. Um diesen ordnen sich die Entodermzellen in Form eines einschichtigen Epithels an (O. Schmidt, Metschnikoff).

b) Die oberflächliche Schicht weist in der Gegend des hinteren Pols der Larve eine geänderte Beschaffenheit der Zellen auf.

Ceratosa. Die zum Ausschwärmen reifen Embryonen von Spongelia pallescens (Fig. 7) haben cylindrische Form mit einer convexen Abrundung am einen und einer flachen Einsenkung am anderen Ende. Im Bereich dieser flachen Einstülpung sind die Geisselzellen braunroth pigmentirt. Das Innere des Embryos ist von gallertigem Bindegewebe erfüllt. Einen ganz ähnlichen Bau zeigt der vor dem Ausschwärmen stehende Embryo von Euspongia officinalis; nur ist das den Innenraum erfüllende Parenchym von histologisch differenter Beschaffenheit; es besteht aus einem dem Zellenknorpel vergleichbaren Gewebe. Die Furchung ist bei diesen Formen eine totale

und äquale, doch kommt es niemals zur Entwicklung eines Coeloblastula-Stadiums (F. E. Schulze No. 23 u. 24).

Chalineen. Das Ei von Chalinula fertilis furcht sich nach C. Keller (No. 9) total und inäqual. Schon durch den ersten Furchungsact kommt eine kleinere und eine grössere Furchungskugel zu Stande. Das nächste beobachtete Stadium zeigt 3 kleine und eine grosse Blastomere. Durch darauf folgende Theilung der kleinen Zellen resultirt ein Stadium, in welchem 6 kleine Zellen der ungetheilten grossen Furchungskugel, die sich nun auch bald theilt, nach Art einer Kappe aufsitzen. Die kleinen Furchungskugeln sollen die Anlage des Ectoderms, die grossen die gemeinsame des Entoderms und Mesoderms repräsentiren. Im weiteren Verlauf der Furchung umwachsen die schalenförmig angeordneten kleinen Zellen die grossen derart, dass eine epibolische Gastrula resultirt, deren Urmund von der hier zu Tage liegenden soliden Zellmasse des primären Entoderms ganz ausgefüllt ist. Nun entwickelt der Embryo an seiner ganzen Oberfläche Geisseln, gewinnt eine mehr gestreckte Gestalt und schwärmt als Planulalarve aus. Dieselbe zeigt an ihrem hinteren Pole ein dunkler gefärbtes Feld der oberflächlichen Geisselzellschicht, und diess soll dem oberflächlichen Entodermantheil entsprechen. In den Zellen des Innenparenchyms kommen nun sehr bald die ersten Spicula zur Entwicklung. Die Larve setzt sich zunächst mit ihrem hinteren Pole fest, legt sich aber sehr bald um, so dass sie mit der ganzen Breitseite des Körpers der Unterlage adhärirt. Sie gewinnt nun die Gestalt eines unregelmässigen Fladens. Im Inneren soll die Bildung der Geisselkammern in anderer Weise, als früher für Oscarella (pag. 7) geschildert wurde, vor sich gehen, nämlich derart, dass einzelne Entodermzellen sich zu geschlossenen Zellgruppen vereinigen, in deren Inneren später eine Höhlung auftritt. Diese zunächst gesonderten Anlagen der Wimperkörbe treten dann in Beziehung zu einer im Parenchym auftretenden grösseren centralen Höhle, welche bald am Scheitel der Larve nach aussen durchbricht, wodurch das Osculum gebildet erscheint. Einem ähnlichen Typus wie die schwärmende Larve von Chalinula scheinen die Larven der meisten Kieselschwämme anzugehören. So die von Esperia, Amorphina, Raspailia und Reniera (O. Schmidt, Metschnikoff), ferner die durch Ch. Barrois bekannt gewordenen Larven von Isodyctia und Desmacidon.

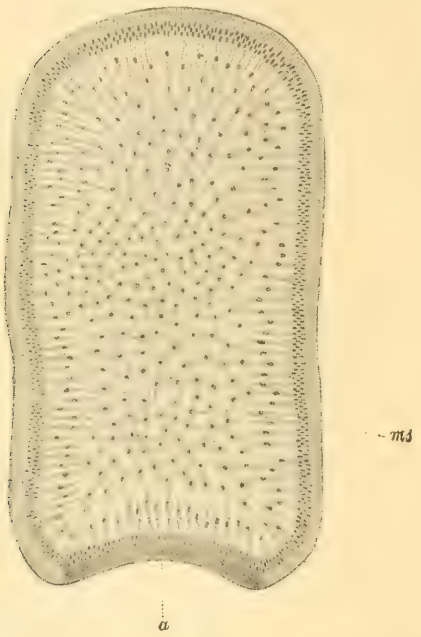


Fig. 7. Längsschnitt durch eine Larve von Spongelia pallescens (nach F. E. Schulze). *a* pigmentirte Epithelzellen des hinteren Körperpoles, *ms* gallertiges Bindegewebe im Innern der Larve.

(Der oberflächliche Geisselbesatz ist in der Abbildung weggelassen.)

Reniera. Die Larve von Reniera filigrana reiht sich den vorherbeschriebenen an. Sie besteht aus einem geisseltragenden Cylinderepithel und einem im Innern gelegenen zellenhaltigen Parenchym. Im Laufe der weiteren Entwicklung platzt die Cylinderzellenschicht am vorderen und hinteren Pole, so dass das Innenparenchym bloss liegt. Die Larve setzt sich mit dem vorderen Pole fest, verliert den Geisselbesatz der oberflächlichen Schicht und wird flach kuchenförmig, während im Innenparenchym, der gemeinsamen Anlagen von Entoderm und Mesoderm, eine Höhle als Spalt auftritt, um die sich die nächstliegenden Zellen in Form eines Epithels gruppiren. Auf diese Weise sondert sich das Entodermepithel vom Mesoderm. Die ersten Geisselkammern und sämmtliche Canäle entstehen als Ausstülpungen dieses inneren Hohlraums. Später kommt das Osculum zum Durchbruch, und entwickeln sich Kieselnadeln in Zellen der Mesodermschicht (W. Marshall, No. 10).

Halisarca. Durch eine totale und äquale Furchung (F. E. Schulze, No. 20) resultirt eine Blastula, in deren Inneres bald Zellen einwandern, welche die Furchungshöhle ganz erfüllen und daselbst ein bindegewebiges Mesenchym bilden. Die ausschwärmende Larve zeigt am hinteren Pole ein aus dickeren, körnchenreichen Geisselzellen bestehendes Feld. Nachdem die Larve sich festgesetzt und Kuchenform angenommen hat, verliert das Ectoderm die Geisseln und geht in ein Plattenepithel über. In dem inneren Parenchym entstehen nun zunächst gesonderte Geisselkammer- und Canalanlagen, welche erst später zu einem gemeinsamen System sich vereinigen (Metschnikoff No. 14).

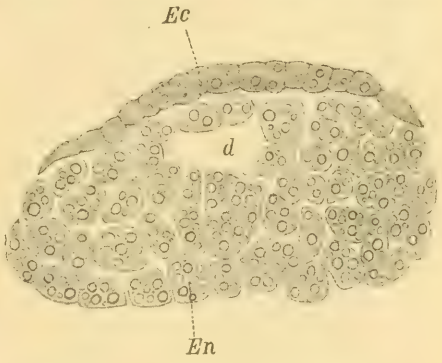


Fig. 8. Späteres Furchungsstadium (beginnende Gastrulation) von Spongilla (Ephydatia) fluviatilis (nach Goette). *Ec* Ectodermzellen, *En* Entodermzellen, *d* centrale Entodermhöhle.

Ein eigenartiger Entwicklungstypus, der sich vielleicht am nächsten an Reniera anschliesst, scheint durch Spongilla repräsentirt zu sein. Die Entwicklung dieses Süsswasser-Schwammes ist durch Ganin (No. 4 u. 5) und Goette (No. 6) bekannt geworden, doch stimmen die Angaben der genannten Forscher in manchen Punkten nicht völlig überein. Wir folgen in unserer Darstellung der ausführlichen Schilderung Goette's, ohne uns ein vorläufiges Urtheil zu bilden, in welcher Weise sich die Spongilla-Entwicklung derjenigen der übrigen Spongien einreiht. Ein definitives Urtheil wird erst möglich sein, wenn neue Untersuchungen über die Entwicklung von Spongien der verschiedensten Gruppen vorliegen.

Das Ei von Spongilla (Ephydatia) fluviatilis durchläuft eine totale, inäquale Furchung, durch welche ein Embryo entsteht, der zu seinem grösseren Theile aus grossen dotterreichen Blastomeren (Entodermantheil Fig. 8 *En*) besteht und nur an seinem oberen Pole eine Kappe kleiner, dotterärmerer Blastomeren (Ectodermantheil, *Ec* Fig 8) aufweist. Da die Kappe von Ectodermzellen allmählich den ganzen Embryo umwächst, so wird auf diese Weise eine Art von epibolischer Gastrula

gebildet. Frühzeitig tritt in der Entodermmasse excentrisch gelagert eine unregelmässige Höhle auf, welche weder auf eine Furchungshöhle, noch auf eine Urdarmhöhle zu beziehen ist und als Entodermhöhle bezeichnet wird. Durch die excentrische Lage dieser Höhle ist die Richtung der Hauptaxe im Embryo gekennzeichnet, denn sie liegt stets dem Scheitelpole (dem späteren vorderen Pole) genähert. Der anfangs einer planconvexen Linse vergleichbare Embryo streckt sich nun nach der Richtung der Hauptaxe, und bedeckt sich an der Oberfläche mit einem Cilienkleide. Die schwärmende Larve (Fig. 9) ist im Allgemeinen von eiförmiger Gestalt und hat beim Schweben im Wasser die verbreiterte vordere Körperhälfte, in welcher die umfangreiche Entodermhöhle gelegen ist, stets nach oben gerichtet. Die Larve besteht aus einem oberflächlichen einschichtigen Geisselepithel, dessen Zellen im ganzen Umfange die gleiche Beschaffenheit aufweisen. Im Inneren der hinteren Körperhälfte befindet sich eine solide Entodermmasse, welche im Verlauf der weiteren Entwicklung den Character embryonalen Bindegewebes annimmt. Die in der Umgebung der Entodermhöhle gelagerten Zellen erscheinen abgeplattet und bilden eine Schicht amöboider, netzförmig verbundener Elemente. Eine ähnliche Schicht abgeplatteter Zellen findet sich an der Oberfläche des soliden Entodermkerns, wo derselbe dem Ectoderm dicht anliegt. In einzelnen Zellen dieses Kernes kommen frühzeitig Nadeln zur Entwicklung.

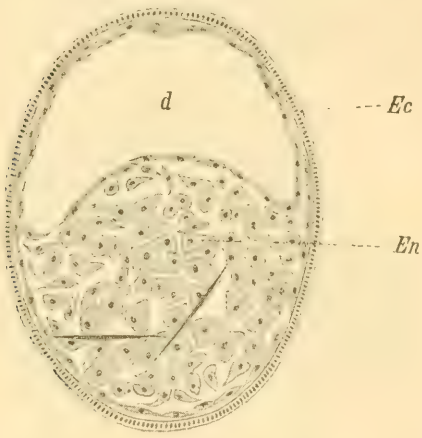


Fig. 9. Freischwärmende Larve von Spongilla (Ephydatia) fluviatilis (nach Goette). Der Geisselbesatz der Oberfläche ist weggelassen. *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *d* Entodermhöhle.

Die Larve setzt sich mit dem Scheitelpole fest, indem die Deckenschicht der Entodermhöhle zerreisst und die Ränder des entstandenen Risses sich umschlagen. So kommen die Zellen der Entodermschicht gegen die Unterlage, an welcher sie mit pseudopodienartigen Ausläufern adhäriren. In den meisten Fällen legt sich die Larve nach dieser ersten Fixirung um, um auf diese Weise mit breiterer Fläche sich zu befestigen. Nun soll nach Goette der vollständige Verlust des Ectoderms, welches zerreisst und in Fetzen von der Oberfläche sich ablöst, erfolgen, so dass der ganze Körper des jungen Schwammes nur aus Entoderm besteht. In dieser nun soliden Masse (da die Entodermhöhle bei der Anheftung geschwunden ist) entstehen die Geisselkammern in gesonderten Anlagen, indem aus einer Zelle hervorgegangene Zellengruppen im Inneren eine Höhlung gewinnen. Ebenso entwickeln sich die Canäle und Höhlen des Körpers aus vielen getrennten Abschnitten, welche erst später untereinander und mit den Geisselkammern in Verbindung treten. Die oberflächlichste Schicht des Körpers gewinnt den Character des Plattenepithels und bildet die bleibende Oberhaut der Spongilla. Sämmtliche Organe entstehen daher auf dem Wege der geweblichen Differenzirung aus einer einzigen Keimschicht, dem primären Entoderm.

An der hier wiedergegebenen Darstellung Goette's müssen verschiedene Punkte noch als zweifelhaft erscheinen. So vor Allem die behauptete vollständige Abstossung des Ectoderms. Allerdings ist auch für andere Spongien (Reniera, Esperia) von früheren Beobachtern ein Aufplatzen und theilweiser Verlust des Ectoderms behauptet worden, worauf bereits weiter oben (pag. 9) hingedeutet worden ist. Doch dürften sich derlei Bilder vielfach auf pathologische oder abnorme Processe beziehen lassen. Für Spongilla hat Ganin angenommen, dass das Ectoderm der Larve in die bleibende Oberhaut des Schwammes übergehe, und diese Behauptung hat neuerdings durch die Beobachtungen von O. Maas (Zool. Anz. 1889) eine Bestätigung erfahren, welcher sich an ein und demselben Object überzeugen konnte, dass das Ectoderm der Larve nicht abgeworfen werde, sondern allmählich in das oberflächliche Plattenepithel des fertigen Schwammes übergehe. Auch hinsichtlich der Entstehung der Geisselkammern und des Canalsystems stimmt Ganin nicht mit Goette überein. Nach Ganin ist die Entodermhöhle als Urdarmhöhle aufzufassen, und stellt dieselbe die erste Anlage des Canalsystems dar, von welcher die Geisselkammern als Divertikel ihren Ursprung nehmen. Eine ähnliche Entstehungsweise der Geisselkammern, wie die von Goette für Spongilla mitgetheilte, wurde vor Kurzem von Dendy (Qu. Jou. Micr. Sc. 1888) für eine Hornspongie (Stelospongia) behauptet.

Die Verbreitung der unterschiedenen Entwicklungstypen in den einzelnen Spongien-Gruppen stellt sich demnach folgendermassen dar: Bei den Kalkschwämmen (Calcarea) findet sich die Amphiblastula-Larve in den meisten der bisher beobachteten Fälle. Vielleicht ist diese Larvenform auf die Calcarea beschränkt. Die Coeloblastula tritt bei Oscarella und in der Familie der Placiniden auf, während den Ceratosa und Silicospongiae die Parenchymula allgemein zuzukommen scheint. Ausserdem weisen auch Halisarca und Ascetta ein Parenchymula-Stadium auf.

Wie man aus dem Vorhergehenden ersieht, lässt sich zur Zeit noch kein einheitliches Bild der Spongienentwicklung entwerfen. Die Angaben gehen zu sehr auseinander. In einzelnen Fällen finden wir ein Coelogastrula-Stadium, das sich mit der Circumferenz des weiten Gastrulamundes an eine Unterlage festheftet. Darauf ist als auf ein unterscheidendes Merkmal den Cnidariern gegenüber Gewicht zu legen, bei denen die Anheftung sich stets mit dem aboralen Pole der zweischichtigen Planulalarve vollzieht. In anderen Fällen kommt es zur Ausbildung einer Parenchymula, deren Genese für viele Formen noch ebenso dunkel ist, wie die Weiterentwicklung dieses Stadiums zum fertigen Schwamm. Nur vermuthungsweise können wir annehmen, dass dieses Stadium in allen Fällen auf dem Wege der epibolischen Gastrulation oder durch den Process einer Einwanderung einzelner Zellen vom Entodermpole aus zu Stande kommt. Der dunkelste Punkt in der Spongienentwicklung ist für uns der Moment der Festsetzung der Schwärmlarve und die gleichzeitig sich vollziehende Metamorphose. Schon die Angaben bezüglich des Poles, mit dem die Larve sich festheftet, sind für die verschiedenen Formen wechselnde. Ebenso differiren die Autoren hinsichtlich der Organogenese, vor Allem hinsichtlich der Entstehung des Canalsystems und der Geisselkammern. In einzelnen Fällen wird die einheitliche Anlage des Geisselkammer- und ausleitenden Canalsystems in Form einer centralen Höhle (Urdarmhöhle) behauptet, aus welcher durch fortgesetzte Faltung der Wand die Geisselkammern und die abführenden Canäle hervorgehen. Dem stehen die Beobachtungen anderer Autoren entgegen, nach denen die einzelnen Geisselkammern gesondert angelegt und durch

später auftretende Canäle verbunden werden, die erst allmählich zu einem gemeinsamen Canalsystem sich vereinigen.

Bei solcher Sachlage ist es kaum möglich, zu allgemeinen Schlüssen zu gelangen, ohne den einzelnen Angaben nach einer oder der anderen Richtung Zwang anzuthun. So viel scheint aber doch aus sämmtlichen Beobachtungen mit einiger Sicherheit hervorzugehen, dass wir in den Spongien einen selbstständigen Stamm der Metazoen vor uns haben, der mit den übrigen Typen nur an seiner Wurzel zusammenhängt. Wir halten an der Ansicht fest, dass die Spongien mit den übrigen Metazoen gemeinsamen Ursprung haben. Wir finden in der Entwicklungsgeschichte der Spongien ein echtes Blastula- und Gastrulastadium, durch welches der Hinweis auf eine den Poriferen und sämmtlichen übrigen Metazoen gemeinsame Stammform gegeben erscheint. Auf diese Gemeinsamkeit des Ursprungs deuten auch Charactere der histologischen Differenzirung (die Ausbildung von Cylinder- und Plattenepithelien, von Bindegewebe und Knorpelgewebe), und diesen Characteren gegenüber erscheint das einzige Moment des Vorkommens kragentragender Geisselzellen des Entoderms nicht ausreichend, um die Poriferen als selbstständige Gruppe von den Choanoflagellaten abzuleiten und ihnen die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen Metazoen abzusprechen (Sollas No. 15, Bütschli).

Dass die Poriferen in keiner näheren Verwandtschaft zu den Cnidariern (Coelenteraten im engeren Sinne) stehen (Marshall No. 11) scheint aus Allem hervorzugehen. Wir legen auf den Mangel der Nesselkapseln, als einem rein histologischen Character, weniger Gewicht, als auf Momente der Tectonik. Die Versuche, den Bau der Spongien auf die Grundform des Polypen zurückzuführen, müssen zu Widersprüchen führen. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Auswurfsöffnung des Canalsystems, das sog. Osculum, dem Munde der Coelenteraten nicht homolog ist, ferner dass die Poriferen im Allgemeinen von einer monaxonen heteropolen Grundform sich ableiten, bei der es noch nicht zur Ausbildung von Nebenaxen in bestimmter Zahl gekommen ist, während den Cnidariern der vierstrahlig radiäre Typus zu Grunde liegt. (Vgl. F. E. Schulze No. 27, A. Goette No. 6, Heider No. 8.) Als unterstützende Momente für diese Auffassung dienen: der Mangel beweglicher Körperfortsätze (Tentakel, Fangfäden) und der niedere Grad histologischer Differenzirung.

Die Poriferen besitzen keine echten Muskelfasern. Die Eigenschaft der Contractilität scheint noch sämmtlichen Zellen in ziemlich gleichem Maasse zuzukommen, und die im Mesoderm mancher Spongien vorhandenen „contractilen Faserzellen" unterscheiden sich von echten Muskelfasern dadurch, dass in ihnen die contractile Substanz noch nicht als gesonderter Bestandtheil der Zelle zur Abtrennung gekommen ist. Der Mangel eines Nervensystems ist zwar noch nicht bewiesen, doch scheint auch das Vorhandensein eines solchen nicht sichergestellt, da die von Lendenfeld als Nervensystem der Spongien in Anspruch genommenen Zellgruppen bisher in Hinsicht dieser Deutung noch zweifelhaft geblieben sind.

Betreffs der Entstehung des Canalsystems der Spongien ist auf jene ursprünglichen Formen hinzuweisen, welche sich vor Allem unter den Kalkschwämmen vorfinden und durch deren Vergleich sich aufs Deutlichste ergiebt, dass das complicirte Canalsystem der Kiesel- und Hornschwämme sich durch einen fortgesetzten Faltungsprocess der Wand einer sackförmigen, olynthusähnlichen Grundform herausgebildet hat, wobei das

Kragenepithel schliesslich auf bestimmte Stellen (Geisselkammern) des Canalsystems localisirt wurde. Wenn uns das Schema der Fig. 10 *A* die porendurchsetzte Wand eines einfachen Ascons darstellt und wir beachten, dass die ganze Innenfläche mit Kragenzellen bedeckt ist, so zeigt Fig. 10 *B* die Entstehung der Radiärtuben eines Sycon durch einen Faltungsprocess dieser Wand. Hiebei ist das den gemeinsamen, centralen Hohlraum auskleidende Entoderm zu einem Plattenepithel umgewandelt, und haben sich entsprechend den Aussackungen der Radiärtuben auch Ectodermbekleidete Einstülpungen der äusseren Körperoberfläche (a), die Anlagen des zuführenden Canalsystems, gebildet. Fig. 10 *C* zeigt, wie durch einen erneuten Faltungsprocess divertikelartige Räume der Centralhöhle entstehen (b), in denen man die Anlage eines ausführenden, Entodermbekleideten Canalsystems zu erkennen hat, so dass wir auf diese Weise durch allmähliche Uebergänge zur Canalvertheilung der Fig. 10 *D* gelangen, welche als Schema der meisten Spongien gelten kann.

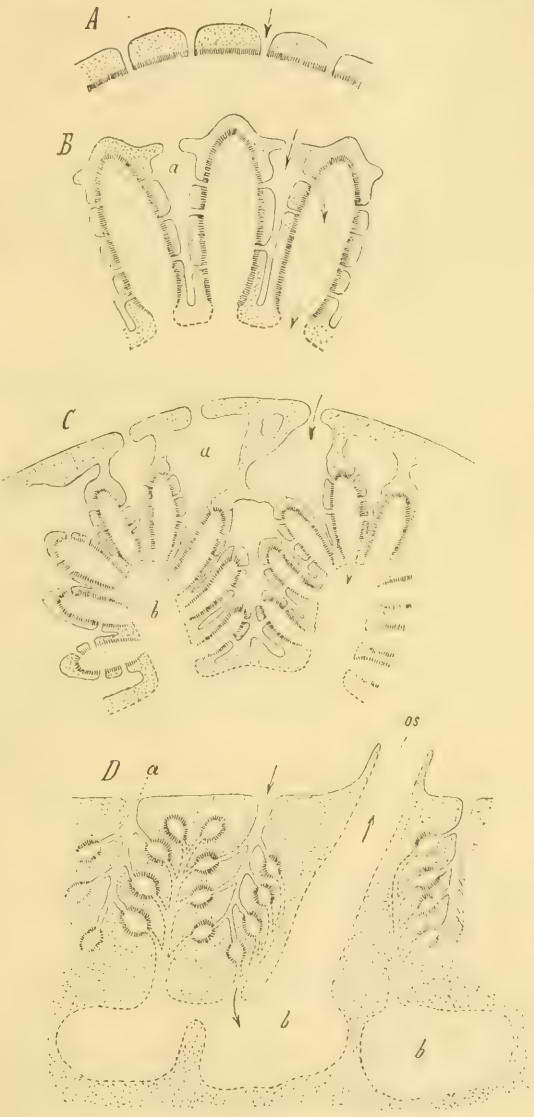


Fig. 10. Schema der Entwicklung des Canalsystems bei verschiedenen Spongien. Das Ectoderm ist durch eine fortlaufende, das Entoderm durch eine unterbrochene Linie gekennzeichnet. Das Kragenepithel des Entoderms ist durch aufgerichtete Strichelchen angedeutet. *A* Querschnitt durch einen Theil der Wand eines Ascon. *B* Querschnitt durch eine Wandparthie eines Sycon, *C* Querschnitt durch eine Wandparthie von Leucilla connexiva (nach Polejaeff), *D* Verticalschnitt durch Oscarella.

a Räume des zuführenden Canalsystems.
b Räume des ausführenden Canalsystems.
os Osculum.

Diese aus dem Vergleich einzelner Genera sich ergebende Reihe macht es wahrscheinlich, dass die ontogenetische Entstehung des Gastrocanalsystems durch Divertikelbildung aus einem gemeinsamen, centralen Hohlraum, wie sie bei manchen Formen beobachtet wurde, den ursprünglichen Modus der Entwicklung repräsentirt. Was die Entstehung der aus Kalk oder Kieselsäure bestehenden Spicula anbelangt, so scheint sichergestellt zu sein, dass dieselben im Inneren von sceletbildenden Mesodermzellen angelegt werden. Der Umstand, dass die Nadelformen vielfach in einander übergehen, und dass man in vielen Stabnadeln ein mit dem Centralcanal in Zusammenhang stehendes Axenkreuz beobachtet, was auf die Abstammung derselben von triaxilen Nadeln hindeutet, gab zu gewissen Speculationen über die den einzelnen Gruppen zukommende Nadelgrundform und deren Herleitung aus einfachen mechanischen Verhältnissen des Weichkörpers Veranlassung. So fand F. E. Schulze

Fig. 11. Lophocalyx (Polylophus) philippinensis mit Knospen (nach F. E. Schulze). *a* jüngere, *b* ältere Knospen, vom Mutterleibe abgeschnürt und nur noch an den Glasnadeln desselben befestigt.

(Abh. kgl. Acad. Berlin 1887) die den Kalkschwämmen zukommende Grundform des regulären Dreistrahlers bedingt in der regelmässig alternirenden Stellung der Poren in der Wand der ursprünglichen Ascon-Form, die den Tetraxoniern (nebst den davon abgeleiteten Monaxoniern und Hornschwämmen) eigenthümliche Ausgangsform des regulären Vierstrahlers aus der dichtgedrängten Lagerung kugeliger Geisselkammern und der sich daraus ergebenden Form des Weichkörpers erklärbar, während bei den Hexactinelliden die Anordnung der Trabekel des Weichkörpers zur Grundform des regulären Sechsstrahlers (Hexacts) hinleitete.

Während demnach die genannten Hartgebilde im Inneren von Zellen sich ausbilden, wird man die Hornfasern als cuticulare Abscheidungen betrachten müssen, da sie nach F. E. Schulze an der inneren Fläche epithelartig gelagerter Mesodermzellen (sog. Spongioblasten) zur Ablagerung kommen.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Spongien. Hieher ist zu rechnen die auf dem Wege der Knospung vor sich gehende Bildung neuer Individuen, welche zeitlebens mit dem mütterlichen Organismus verbunden bleiben, wodurch es zur Ausbildung umfangreicher Colonieen kommen kann. In manchen Fällen sind die einzelnen Individuen der Colonie deutlich als solche zu erkennen (Sympagella nux, Hexact. No. 34), während in den meisten Fällen ein so inniger Zusammenhang derselben stattfindet, dass nur das Vorhandensein der Oscula einigermassen die Erkennung der Individuen ermöglicht.

Ausserdem kommt bei vielen Spongien eine Art der Fortpflanzung durch Knospen vor, welche sich noch in wenig entwickeltem Zustande vom Mutterkörper loslösen und zur Anlage eines neuen Spongienorganismus auswachsen. Ein verhältnissmässig einfacher Fall dieser Art scheint bei Leucosolenia (Vasseur No. 36) vorzuliegen. Hier ist die junge Knospe eine einfache Ausstülpung der Körperwand, welche sich bald als selbstständiger, sackförmiger Körper loslöst, um nach erfolgter Festsetzung durch Production eines Osculums zu einer jungen Leucosolenia auszuwachsen. In ähnlicher Weise scheint die Knospung bei Tethya, Tetilla, Rinalda etc. (Désö No. 29, Merejkowsky No. 31, Selenka No. 32) ferner bei Lophocalyx = Polylophus, F. E. Schulze No. 34) auf dem Auswachsen und der Abschnürung einer Portion des mütterlichen Körpers zu beruhen, in welche ein Theil des Canalsystems des letzteren aufgenommen wird, während die Gewebe eine lebhafte Zellproduction erkennen lassen. Die Trennung vom mütterlichen Organismus erfolgt hier vielfach durch ein Fortwandern auf vorstehenden Kieselnadeln desselben. Nach erfolgter Ablösung wächst die Knospe zu einem dem mütterlichen Organismus ähnlichen jungen Thier aus (Fig. 11). — Hieher gehören auch die durch F. E. Schulze (No. 33) bekannt gewordenen transportablen Brutknospen von Oscarella, welche, da sie in ihrem Inneren eine beträchtliche Höhle enthalten, im Bau der Larve dieser Form (Fig. 6 *D*) sehr ähnlich sind. Diese blasenförmigen Körper werden, nachdem sie sich vom mütterlichen Organismus losgelöst haben, einige Zeit lang umhergetrieben, fallen dann zu Boden, um daselbst zu kleinen Schwammkrusten auszuwachsen.

Die Fortpflanzung durch Knospung beruht bei diesen Formen darauf, dass oberflächlich gelegene Parthieen des Schwammgewebes sich absondern und die Fähigkeit erhalten, die Gesammtform des mütterlichen Organismus zu reproduciren. Denken wir uns einen ähnlichen Process im Inneren des Schwammgewebes ablaufen, wobei die Sonderung der betreffenden Zellgruppe unter der Form einer Encystirung sich vollzieht, so ist hiemit vielleicht der Weg gekennzeichnet, auf dem wir uns die erste Bildung der Gemmulae entstanden zu denken haben. Die Fortpflanzung durch Gemmulae ist vor Allem unter den Süsswasserschwämmen (Spongillen) verbreitet. Allerdings ist auch für einige marine Formen das Vorkommen gemmulaähnlicher Bildungen behauptet worden (Topsent No. 35). Die fertige Gemmula (Fig. 12) besteht aus einem vielzelligen Keimkörper (*d*), dessen grosse, durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattete Zellen in ihrem Inneren mit Dotterpartikelchen erfüllt sind und einen, häufig auch zwei oder mehrere (Petr, Weltner) Kerne erkennen lassen. Dieser Keimkörper ist von einer häufig sehr complicirt gebauten Hülle umgeben, welche durch einen (mit Verschlussapparat versehenen) Porus (*p*) nach aussen mündet. Stets findet sich

eine mächtige cuticulare Schicht (*c*), welcher aussen meist ein poröses, lufthaltiges Fachwerk (Luftkammerschicht) sich anschliesst, in dem sich vielfach Scelctbestandtheile (Nadeln o. Amphidisken) eingelagert finden (*b*), während zu äusserst noch eine weitere cuticulare Schicht (*a*) sich anschliessen kann. Ausserdem soll der Keimkörper noch direct von einer zarten Membran umhüllt sein (Carter).

Die Gemmulae werden mitten im mesodermalen Gewebe des mütterlichen Körpers gebildet. Ueber ihre erste Entstehung sind verschiedene Ansichten aufgestellt. Nach Goette (No. 6) ist es eine Art Zellwucherung, welche die Zellen eines bestimmten Territoriums ergreift und auch die Geisselkammern und Canäle dieses Gebietes einbezieht, während nach Marshall (No. 30) gewisse mit Reservenahrungsstoffen gefüllte Mesodermzellen haufenweise zusammenkriechen, um die Gemmula zu bilden. Die erste Anlage der Gemmula, welche im Wesentlichen eine Masse von Zellen embryonalen Characters darstellt, lässt bald eine Differenzirung von zwei Schichten erkennen (Goette, Wierzejski). Die centrale Masse ist aus grösseren Zellen zusammengesetzt, welche in immer grösserer Menge Dotterpartikelchen eingelagert erhalten. Die Zellen der äusseren Schicht werden nach Goette keulenförmig und ordnen sich zu einer Art von hohem, die Innenmasse umhüllenden Epithel an. Diese Schicht sondert nun zunächst nach Art der Spongioblasten nach innen eine starke Cuticula (die Anlage der inneren cuticularen Schicht Fig. 12 *c*) ab, hierauf werden in den Zellen dieser Schicht die Amphidisken gebildet, worauf die ganze Zellenschicht nach aussen rückt, um ebenfalls von ihrer Innenfläche aus die äussere Cuticula (Fig. 12 *a*) abzusondern (Goette). Nach Wierzejski (No. 39) werden die Amphidisken nicht in der erwähnten Schicht von Cylinderzellen, sondern in dem umgebenden Gewebe gebildet und rücken erst später in diese Epithelschicht, in welcher sie in definitiver Weise angeordnet werden.

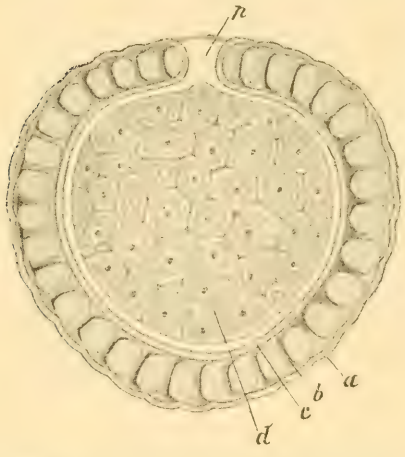


Fig. 12. Gemmula von Spongilla (Ephydatia) fluviatilis (nach Vejdovsky).

a äussere cuticulare Schicht, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere cuticulare Schicht, *d* Keimkörper, *p* Porus.

Die Bildung der Gemmulae geht vorwiegend im Herbste vor sich an Schwammparthieen, welche meist nach erfolgter Gemmulation absterben. Im nächsten Frühjahr schlüpft der Keimkörper durch den Porus nach aussen, um sich festzusetzen und durch bisher noch nicht genauer verfolgte Entwicklungsvorgänge zu einer jungen Spongilla umzuwandeln. —

Aus dem Gesagten geht hervor, dass wir in den Gemmulae eine encystirte, in embryonalen Zustand zurückgekehrte, mit Nahrungsdotter versehene Parthie des mütterlichen Körpers zu sehen haben, welcher die Fähigkeit zukommt, die Form des mütterlichen Organismus zur Regeneration zu bringen. Man hat deshalb die Gemmulation wohl auch als eine Art innerer Knospung bezeichnet. Für eine andere geltend gemachte Auffassung,

nach der die Gemmulae Wintereier der Spongillen darstellen würden, fehlt bisher jede Grundlage, da in diesem Falle die Entstehung des Keimkörpers durch Theilung aus einer einzigen ursprünglich vorhandenen Zelle nachgewiesen werden müsste, wogegen aber die bisherigen Beobachtungen sprechen.

Litteratur.

Aeltere Angaben von Grant, Lieberkühn und Miclucho-Maclay.

1. **Balfour, F. M.** *On the Morphology and Systematic Position of the Spongidae. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. 19. 1879.*
2. **Barrois, C.** *Mémoire sur l'embryologie de quelques Éponges de la Manche. Ann. Sc. Nat. Tom. 3. (4. Sér.) 1876.*
3. **Carter, H. J.** *Development of the marine Sponges etc. Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. 14. 1874.*
4. **Ganin, M. S.** *Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis. Zool. Anz. No. 9. 1878. 1. Jg.*
5. **Ganin, M. S.** *Materialien zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung der Spongien. Warschau 1879. (Russisch.)*
6. **Goette, A.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg u. Leipzig. 1886 auch: Zool. Anz. 7. u. 8. Jahrg.*
7. **Haeckel, E.** *Die Kalkschwämme. 1872.*
8. **Heider, K.** *Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. Arb. Zool. Inst. Wien. 6. Bd. 1886.*
9. **Keller, C.** *Studien über die Organisation und die Entwicklung der Chalineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1880.*
10. **Marshall, W.** *Die Ontogenie von Reniera filigrana. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*
11. **Marshall, W.** *Bemerkungen über die Coelenteratennatur der Spongien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1885.*
12. **Metschnikoff, El.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*
13. **Metschnikoff, El.** *Beiträge zur Morphologie der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*
14. **Metschnikoff, El.** *Spongiologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
15. **Sollas, W. J.** *Development of Halisarca lobularis. Q. Journ. Microsc. Sc. 24. Bd. 1884.*
16. **Schmidt, O.** *Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*
17. **Schmidt, O.** *Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme. Arch. f. Micr. Anat. 12. Bd. 1876.*
18. **Schmidt, O.** *Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und A. clathrus. Arch. Micr. Anat. 14. Bd. 1877.*
19. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. I. Mitth. Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*
20. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. II. Die Gattung Halisarca. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.*
21. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. IV. Die Familie der Aplysinidae. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.*
22. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*
23. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. VI. Die Gattung Spongelia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
24. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. VII. Die Familie der Spongidae. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
25. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. IX. Die Placiniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 34. Bd. 1880.*
26. **Schulze, F. E.** *Untersuchungen etc. X. Corticium candelabrum. Zeitschr. f. wiss. 35. Bd. 1881.*
27. **Schulze, F. E.** *Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Spongien und Choanoflagellaten. Sitz. Ber. Acad. Berlin. 1885.*
28. **Vosmaer, G. C. J.** *Porifera in: Bronn's Classen und Ordnungen des Thier-Reichs. Leipzig u. Heidelberg. 1887.*

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Spongien.

29. **Désö, B.** *Die Histologie und Sprossenentwicklung der Tethyen. Arch. Micr. Anat. 16. Bd. 1879 u. 17. Bd. 1880.*
30. **Marshall, W.** *Vorl. Bemerkungen über die Fortpflanzungsverhältnisse von Spongilla lacustris. Sitz. Ber. Nat. Ges. Leipzig. 11. Jg. 1884.*
31. **Merejkowsky, C. de.** *Reproduction des Éponges par Bourgonnement extérieur. Arch. Zool. Expér. 8. Bd. 1879—1880.*
32. **Selenka, E.** *Ueber einen Kieselschwamm von achtstrahligem Bau und über Entwicklung von Schwammknospen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1880.*
33. **Schulze, F. E.** *Ueber die Bildung freischwebender Brutknospen bei einer Spongie, Halisarca lobularis. Zool. Anz, 2. Jg. 1879.*
34. **Schulze, F. E.** *Report on the Hexactinellida collected by H. M. S. Challenger etc. Chall. Rep. Vol. 21. 1887.*
35. **Topsent, C.** *Gemmules of Silicispongiae Abstr. Journ. R. Micr. Soc. London 1888. p. 596.*
36. **Vasseur, G.** *Reproduction asexuelle de la Leucosolenia botryoides (Ascandra variabilis H.). Arch. Zool. Expér. Vol. 8. 1879—1880.*
37. **Vejdovsky, F.** *Revisio faunae Bohemicae P. I. Die Süsswasserschwämme Böhmens. Abh. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 12. Bd. 1883.*
38. **Wierzejski, A.** *Ueber die Entwicklung der Gemmulae etc. (Polnisch). Abh. Acad. Krakau. 12. Bd. 1884.*
39. **Wierzejski, A.** *Le développement des gemmules des Éponges d'eau douce d'Europe. Arch. Biol. Slav. Tom. 1. 1886.*

II. Capitel.

CNIDARIER.

Systematik: I. Hydrozoa.
1. Hydroidea.
2. Siphonophora.
II. Anthozoa.
III. Scyphomedusae.

I. Hydrozoa.

1. Hydroidea.

Die Geschlechtsproducte der Hydroiden reifen in der Regel in besonders gestalteten Individuen, welche entweder frei beweglich sind und dann die volle Höhe der Organisationsstufe der Hydroid-Meduse erreichen oder aber zeitlebens mit dem Polypenstock vereinigt bleiben und dann als sessile medusoide Gonophoren (Sporosacs) jene Organisation nur in rückgebildeter Form erkennen lassen. Bei Hydra dagegen kommen die Geschlechtsproducte im Ectoderm der Körperwand des Polypen zur Entwicklung.

Die Eier der Hydroidmedusen gelangen meist durch Dehiscenz der Gonadenwand nach aussen, werden hier befruchtet und durchlaufen im Seewasser die weitere Entwicklung. Bei jenen Formen hingegen, denen sessile Gonophoren zukommen, vollziehen sich die ersten Stadien der Entwicklung innerhalb derselben, und der Embryo gelangt erst auf der Stufe der Planula oder der Actinula zum Ausschwärmen.

Wir trennen im Folgenden jene Formen, welche freischwimmende Medusen erzeugen als metagenetische Formen (Formen mit Generationswechsel) von jenen, deren Geschlechtsindividuen als medusoide Gemmen sessil bleiben (Formen mit maskirtem Generationswechsel Hatschek). Eine dritte Gruppe umfasst jene Formen, bei denen aus dem Ei kein Polyp, sondern eine schwimmende Larve sich entwickelt, welche durch einfache Metamorphose in die Medusenform übergeht (hypogenetische Formen mit unterdrücktem Generationswechsel).

Metagenetische Medusen. Wir beginnen mit der Schilderung der bisher genauer bekannt gewordenen Entwicklung der Eier der Hydroidmedusen, indem wir vor allem den Darstellungen von Claus (No. 3) und Metschnikoff (No. 12) folgen. Die runden Eier der craspedoten Medusen sind meist farblos, durchsichtig und entbehren der Hülle. Man

kann an ihnen eine aus zäherem Bildungsdotter bestehende Schicht von Ectoplasma und ein mit gröberen Nahrungsdotterkörnchen erfülltes Endoplasma unterscheiden (Fig. 13 *A*). Sie durchlaufen nach erfolgter Befruchtung eine totale, und in den meisten Fällen eine nahezu äquale Furchung. Durch Ausbildung der beiden ersten, meridional (vom animalen zum vegetativen Pol, Fig. 13 *B*) verlaufenden, aufeinander senkrecht stehenden Furchen entstehen vier im Kreuz gestellte Blastomeren, und durch eine darauffolgende äquatoriale Furche kommt ein 8zelliges Stadium zu Stande (Fig. 13 *C*), während zwei weitere meridionale Furchen zur Bildung des 16zelligen Stadiums führen. Nur in einzelnen Fällen (Aequorea) ist die Furchung eine mehr inäquale, indem die Blastomeren der animalen Zone ein geringeres Volumen aufweisen. Schon in frühen Stadien rücken die Blastomeren vom Centrum ab, so dass es im Innern zur Ausbildung einer sich allmählich vergrössernden Furchungshöhle kommt. Durch weitere, weniger regelmässig ablaufende Furchungen vermehren sich die

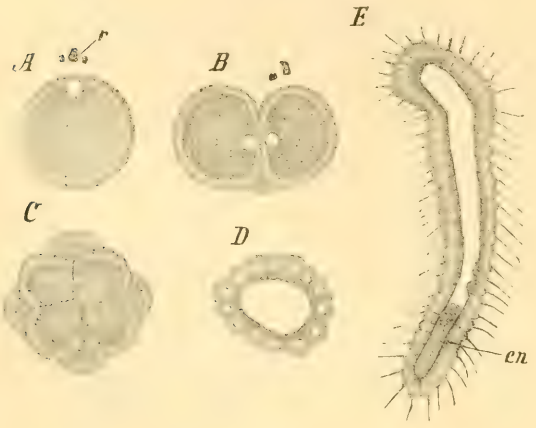


Fig. 13. Entwicklung der Eier von Rathkea fasciculata (nach Metschnikoff).

A Ein soeben abgelegtes Ei, *r* Richtungskörperchen, *B* Stadium der Zweitheilung, *C* achtzelliges Stadium. *D* Blastulastadium im optischen Durchschnitt, *E* Planulastadium mit Entodermbildung, *en* Entoderm.

Blastomeren, indem sie sich zu einem in einer einzigen Schicht die Furchungshöhle umgebenden Epithel gruppiren, wodurch das typische Blastulastadium (Fig. 13 *D*) erreicht ist. Diese Zellenblase streckt sich nun, so dass sie eine eiförmige oder wurstförmige Gestalt annimmt und bedeckt sich an der Oberfläche mit Geisseln (Fig. 13 *E*), durch deren Bewegung sie mit dem verbreiterten Körperende nach vorne gerichtet umherschwimmt. Nun vollzieht sich die Bildung des Entoderms durch polare Einwucherung, indem vom hinteren Körperende aus erst einzelne, dann zahlreiche Zellen in die Furchungshöhle einwandern, so dass sie dieselbe von hinten nach vorne vorrückend, allmählich vollkommen ausfüllen (Fig. 13 *E*, Fig. 14). Auf diese Weise entsteht eine für die Hydroiden ungemein characteristische Larve, welche von Dalyell als Planula bezeichnet wurde (Fig. 15 *A*) und die man auch nach der ihr Inneres erfüllenden embryonalen Zellmasse mit dem Namen der Parenchymula (Metschnikoff) belegt hat. Im weiteren Verlaufe bilden sich im Ectoderm Nesselkapseln, welche besonders am hinteren Pole gedrängt erscheinen, während im Innern der Entodermzellmasse ein Spaltraum auftritt, die erste Anlage der Gastralhöhle, um welche die Entodermzellen sich epithelartig anordnen. Nun bereitet sich der

Process der Festsetzung vor[1]). Die Larven sinken zu Boden, ihre Bewegungen werden langsamer, und schliesslich heften sie sich mit dem scheibenförmig verbreiterten vorderen Körperende fest (Fig. 15 *C*). Hierbei verlieren sie die Geisseln, und ihre Oberfläche bedeckt sich mit einer

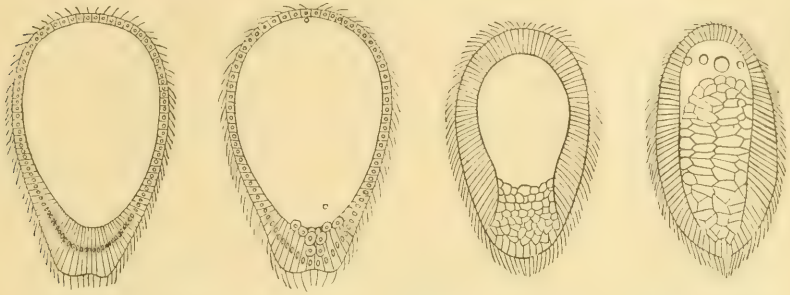


Fig. 14. Entodermbildung durch polare Einwucherung an den Planulae von Aequorea (nach Claus, aus Hatschek's Lehrbuch).

feinen cuticularen Ausscheidung, dem Perisarc (Fig. 15 *D*). Häufig gewinnt die scheibenförmige Anheftungsstelle durch Einkerbung ein gelapptes Aussehen (Fig. 15 *E*). Sie stellt die erste Anlage der Hydrorhiza

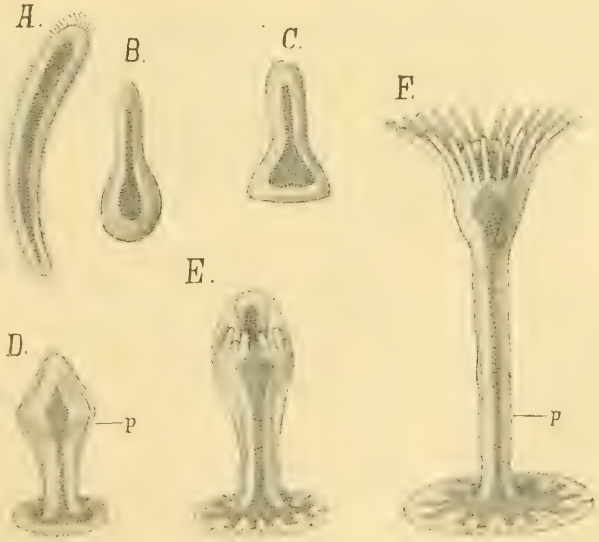


Fig. 15. Festsetzung und Auswachsen der Planulalarve von Eudendrium (nach Allman).

A Planula, *B* und *C* Stadien der Festsetzung mit dem verbreiterten Vorderende, *D* Anlage des Hydranthenköpfchens und des Perisarcs *p*, *E* Anlage der Tentakel, *F* Entfaltung des Hydranthen.

dar, während das nun nach oben gerichtete Hinterende der Larve zum ersten Hydranthen des jungen Polypenstöckchens auswächst. Es entstehen als seitliche Divertikel die Anlagen der Tentakel (Fig. 15 *E*) und als Durchbruch der Körperwand, am Gipfel die Mundöffnung. Schliess-

[1]) Die Entwicklung der Eier von Medusen und Hydropolypen mit Gonophoren verhält sich von der Planula an übereinstimmend, so dass hier Eudendrium als Paradigma gelten kann.

lich wird das Perisarc an dieser Stelle durchbrochen, und der Polyp gelangt zur freien Entfaltung (Fig. 15 *F*).

Nicht immer vollzieht sich die Entstehung des Polypenstöckchens genau nach dem hier gegebenen Schema. In einzelnen Fällen heftet sich die Larve der Länge nach fest und geht fast vollständig in die Bildung der Hydrorhiza auf, während die ersten Hydranthen durch eine Art Knospung aus derselben hervorwachsen (Mitrocoma Metschnikoff).

Der auf diese Weise entstandene Hydropolyp pflanzt sich vorwiegend durch laterale Knospung fort. Es entsteht hiebei zunächst eine bruchsackähnliche Vorwölbung der Körperwand, deren Innenraum mit der Gastralhöhle des Mutterthieres communicirt, und deren Wandung aus den gleichen Schichten besteht, wie die Körperwand des Mutterthieres (Ectoderm, Entoderm und die dazwischen gelegene Stützlamelle). Indem diese Vorwölbung sich immer mehr vom Mutterthiere abschnürt, einen Tentakelkranz producirt und durch Dehiscenz am vorderen Ende eine Mundöffnung erlangt, wandelt sich die Knospe in einen Hydranthen um. Nur selten trennen sich die so entstandenen Hydranthen vom Mutterthiere los und werden selbstständig (Hydra), in den meisten Fällen kommt es durch fortgesetzte Knospung zur Ausbildung umfangreicher Polypenstöckchen. Die Gesetze der Knospung, durch welche die ungemein mannichfaltige Gestalt, sowie der Habitus der Polypenstöckchen bedingt ist, sind neuerdings von Weismann (No. 49) und H. Driesch (In.-Diss. Jena 1889) einem eingehenderen Studium unterzogen worden.

Nicht immer haben die durch Knospung erzeugten Individuen dieselbe Gestalt, welche dem ersten Hydranthen zukam. Oft entwickelt sich unter den Individuen eines Stöckchens ein mehr oder minder deutlicher Polymorphismus. Es kommt zur Ausbildung tentakelloser, der Mundöffnung entbehrender, nesselkapselreicher Wehrpolypen (Spiralzooids), hartschaliger stachelförmiger Schutzpolypen, ferner der Nematophoren etc. Als umgewandelter, tentakelloser Polyp ist auch der bei vielen Formen sich findende sog. Blastostyl aufzufassen, an dessen Seitenwänden die Gonophoren durch Knospung producirt werden.

Die Bildung der zur Geschlechtsreife bestimmten Individuen (Meduse, sessile medusoide Gemme) ist das Resultat einer lateralen Knospung, die in ihren ersten Anfängen ganz ähnlich abläuft, wie die oben beschriebene. Auch hier bildet sich zunächst eine kleine, kugelige, zweischichtige Knospe (Fig. 16 *A*), zwischen deren beiden Zellschichten (Ectoderm und Entoderm) eine hyaline Stützmembran zu erkennen ist. Die nächste, mit einer fortschreitenden Abschnürung der Knospe gleichzeitig verlaufende Veränderung ist die Ausbildung einer Ectodermverdickung an ihrem freien, distalen Pole, welche zu einer Wucherung, dem sog. Knospenkern (Glockenkern) sich ausbildet (Fig. 16 *B*). Indem der letztere in den Innenraum der Knospe einwächst, wird der Entodermsack eingestülpt, so dass derselbe nun Bechergestalt annimmt (Fig. 16 *B*). Während nun im Knospenkern ein Spaltraum (die Anlage der Glockenhöhle) auftritt (Fig. 16 *D*), legen die zwei gegenüberliegenden Blätter des becherförmigen Entodermsacks sich in 4 Meridianen dicht aneinander und verschmelzen daselbst (Fig. 16 *E*), so dass von dem Hohlraum des Entodermsacks nur 4 perradial, d. h. in den 4 Hauptradien gelegene Stellen durchgängig bleiben: die Anlage der 4 Radiärcanäle. Man sieht, dass diese 4 Radiärcanäle unter einander durch den Rest des obliterirten Entodermsackes (Fig. 16 *E i*) zusammenhängen,

nämlich durch die anfangs zweischichtige sog. Gefässlamelle (Cathammal-Platte) (L. Agassiz No. 2, Claus No. 62). Indem die Glockenhöhle sich bei weiterer Vergrösserung der Knospe erweitert und nach aussen durchbricht, während in ihrem Grunde das Manubrium auswächst, erfährt die Stützlamelle im Bereich des Schirms eine Umwandlung in die Gallertmasse der Umbrella. Die Radiärgefässe sind im Verhältniss enger geworden und weiter auseinandergerückt. Das Ringgefäss am Rande der Glocke kommt — wie es scheint — durch secundäres Auseinanderweichen der beiden Blätter der Gefässlamelle zu Stande. Mit diesen Umwandlungen, dem Durchbruche der Mundöffnung und der Ausbildung des Velums[1]) ist die Meduse im Wesentlichen vollendet und reif zur Loslösung (Fig. 16 *F*).

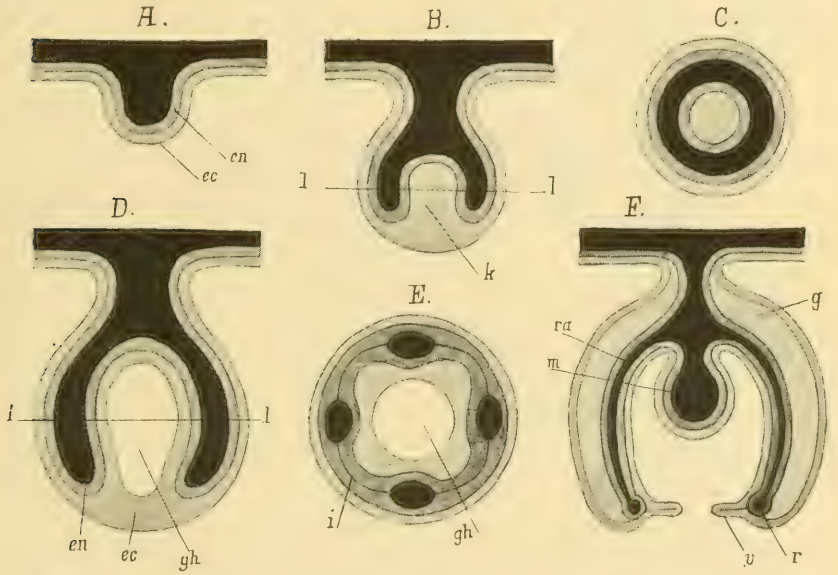


Fig. 16. Schematische Darstellung der Medusenknospung.
A Ganz junge Knospe, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm. *B* Knospe mit solidem Knospenkern *k*, *C* ein Querschnitt durch *B* auf der Höhe der Linie *ll*, *D* Knospe mit Anlage der Glockenhöhle *gh*, *E* ein Querschnitt durch *D* auf der Höhe der Linie *ll*, *gh* Glockenhöhle, *i* interradiale Verwachsungsstelle der beiden Entodermlamellen (Gefässplatte), *F* die Anlage der beinahe vollendeten Meduse, *m* Manubrium, *ra* Radiärgefäss, *r* Querschnitt des Ringgefässes, *v* Velum, *g* Schirmgallerte.

Auf der regelmässigen Aufeinanderfolge ungeschlechtlicher, durch laterale Knospung sich vermehrender Generationen (Hydropolypen) mit einer geschlechtlich entwickelten Generation (Hydromeduse oder sessile Gonophore) beruht der Generationswechsel der Hydroiden.

Aus der oben dargestellten Entwicklung ergeben sich schon einige Andeutungen, in welcher Weise man den Hydropolypen und die Hydromeduse auf ein und dieselbe Ausgangsform zurückzuführen im Stande ist.

---

[1]) Das Velum entsteht nicht durch Faltenbildung, sondern direct aus jener die Glockenhöhle in frühen Stadien (Fig. 16 *D*) nach aussen abschliessenden Ectodermmembran, in welcher man frühzeitig eine zweischichtige Anordnung der Ectodermzellen erkennen kann (Weismann) No. 49, pag. 260.

Denn wenn wir voraussetzen, dass der Generationswechsel der Hydroiden in Folge von Arbeitstheilung entstanden ist, indem die Fähigkeiten der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf verschiedene Individuen vertheilt wurden (Leuckart No. 11), so müssen wir auch die verschiedene Gestalt dieser Individuen als aus derselben Grundform hervorgegangen auffassen (Allman No. 15, Claus No. 62, O. und R. Hertwig No. 8), indem die ausschliesslich durch Knospung sich vermehrenden, sessilen Individuen sich mehr nach der Richtung der vegetativen Sphäre entwickelten, während die frei beweglichen, zur Geschlechtsreife heranwachsenden Medusen die Organsysteme der animalen Sphäre zur vollen Ausbildung gelangen liessen. Verschiedene Umstände[1]) deuten darauf hin, dass wir in der sessilen Form des Hydropolypen die Ausgangsform zu erblicken haben, so dass wir die Hydromeduse als einen zu freier Beweglichkeit gelangten, umgewandelten Hydropolypen bezeichnen könnten. Es würde dann der Mund der Meduse homolog sein dem Mund des Polypen (Fig. 17 *o*), der Magenstiel (Manubrium) der ersteren dem Mundkegel des letzteren. Die Glockenhöhle der Meduse würde durch eine bei vielen Hydropolypen sich findende Concavität der peripheren Theile des Peristoms repräsentirt sein, während der Tentakelkranz des Polypen das Aequivalent der Randtentakel der Meduse darstellt (Fig. 17 *t*). Bei dieser Auffassung würde der aborale Theil des Polypen verbreitert und abgeflacht zur Exumbrella der Meduse umgewandelt sein, während der Gastralraum sich bei letzterer in einen centralen Magenraum und einen aus Radiärgefässen und Ringgefäss (mit dazwischenliegender Gefässlamelle) bestehenden Kranzdarm differenzirt (Fig. 17). Eine Neubildung, welche am Polypen nicht vertreten ist, wäre in dem als Ectodermfalte sich darstellenden Velum zu erkennen. Zu den Differenzirungen, welche die Meduse auszeichnen, gehört die höhere Ausbildung der Muskulatur und des Nervensystems (doppelter Nervenring des Glockenrandes) und die Entwicklung von Sinnesorganen.

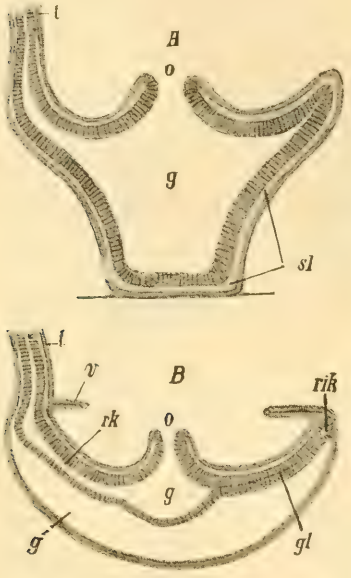


Fig. 17. *A* Schema eines Hydropolypen, *B* einer craspedoten Meduse (nach O. u. R. Hertwig aus Lang's Lehrbuch). *o* Mund, *g* Darmhöhle, *t* Tentakel, *sl* Stützlamelle, *g* Gallerte zwischen Ectoderm und Entoderm, *rk* Radialcanal, *gl* Gefässlamelle oder Cathammalplatte, *v* Velum, *rik* Ringcanal.

[1]) Hieher würden zu rechnen sein, dass bei der Knospung die Reihenfolge vom Hydropolypen zur Meduse eingehalten wird und niemals in umgekehrter Richtung eintritt, ferner der jegliche Mangel von Organbildungen, bes. von Sinnesorganen an der exumbralen Seite der Medusenglocke, der auf einen früheren sessilen Zustand hinweist, was den Ctenophoren gegenüber von Wichtigkeit ist.

Bei vielen Hydroiden haben die Geschlechtspersonen Hand in Hand mit einer durch Verlegung der Keimstätte erzielten Beschleunigung der Geschlechtsreife (Weismann No. 50) die Fähigkeit der freien Locomotion verloren und sind zu sessilen medusoiden Gemmen (Gonophoren) umgebildet. Dieselben müssen als reducirte Medusen betrachtet werden (v. Koch No. 34), bei denen die Randtentakel, Sinneskörper und das Velum, häufig auch die Glockenöffnung verschwunden sind, während der Kranzdarm eine bedeutende Reduction erfahren hat (Fig. 18). Nach dem Grad der Rückbildung kann man mit Weismann (No. 49) folgende 5 Stufen unterscheiden: 1) Medusoide mit Glockengefässen, aber ohne Randtentakel, meist auch ohne Velum und Sinneskörper, Manubrium ohne Mund; lösen sich meist in reifem Zustand los (Pennaria); 2) sessile Medusoide, Glocke meist ohne oder mit unvollkommenen Gefässen, aber mit Glockenmund und Glockenhöhle (Tubularia); 3) sessile Gonophoren, deren Glockenwand noch mit Entodermlamelle und zwei Ectodermschichten, aber ohne Canäle und Glockenmund, das

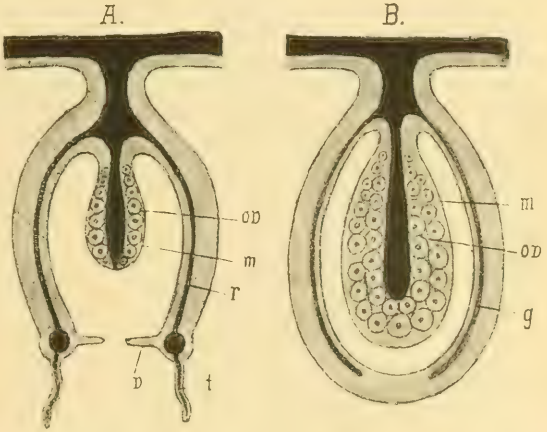


Fig. 18. Schematischer Durchschnitt zweier Geschlechtsindividuen von Hydroiden.

A Junge, noch festsitzende Meduse.

B Sessile Gonophore.

ov Gonaden (Ovarium).

m Mundstiel (Manubrium).

r Radiärgefäss, *t* Tentakel.

v Velum, *g* Gefässplatte.

Manubrium unmittelbar umschliessend (Clava, Hydractinia); 4) sessile Gonophoren, deren Wand nur unvollständig die Medusenschichten enthält (weibliche Campanularia); 5) Sporophoren, d. i. sessile Gonophoren ohne jede Spur medusoiden Baues (Cordylophora).

Es ist noch fraglich, ob die Geschlechtsorgane von Hydra sich der letzten dieser Gruppen anschliessen, wonach Hydra eine sehr abgeleitete Form darstellen würde, oder ob wir nicht vielleicht in Hydra einen zur Geschlechtsreife gelangenden Polypen und demnach eine sehr ursprüngliche Form zu erblicken haben.

Die Geschlechtsorgane liegen im Allgemeinen sowohl bei Medusen, als auch bei sessilen Gonophoren in der ectodermalen Wand des Manubriums (Fig. 18) oder (Leptomedusen Hkl.) an der inneren Wand der Glocke im Verlauf der Radiärcanäle. Ueber die erste Entstehung der Sexualproducte haben die Untersuchungen Weismann's neue Resultate ergeben. Das ursprüngliche Verhältniss war, dass die Sexualzellen im Ectoderm des Manubriums der Meduse zur Entwicklung und Reife gelangten. In anderen Fällen (bei Formen mit sessilen Gonophoren) trat die Entwicklung der Sexualzellen schon zu einer Zeit ein, in der die Gonophore selbst noch nicht vollkommen ausgebildet war; es erfolgte somit eine secundäre Verlagerung der Keimstätte in das Ectoderm der Knospe, weiter in das Entoderm der-

selben und schliesslich in das Entoderm des Stammes und der Aeste vor Entwicklung der Knospe. Von hier müssen die Sexualzellen zur Reifestätte wandern. Man sieht, dass diese Verlagerung der Keimstätte im Interesse einer möglichsten Beschleunigung der Geschlechtsreife zur Ausbildung kam. Hiebei handelte es sich um eine Verschiebung der Keimstätte in centripetaler Richtung. Bei den Leptomedusen (Haeckel) dagegen erscheint die Reifungsstätte und zwar nach centrifugaler Richtung verlegt, da Hartlaub an Obelia den Nachweis erbringen konnte, dass die Sexualzellen im Manubrium entstehen und erst secundär an die Radiärgefässe gelangen.

Die Vermehrung durch Knospung kommt nicht bloss der Hydropolypenform zu; sie findet sich auch bei Hydromedusen. Hier können die Knospen an dem Magenstiel (Sarsia siphonophora, Lizzia), an den Tentakelbasen (Sarsia prolifera, Codonium codonophorum), am Ringcanal oder an anderen Stellen zur Entwicklung kommen. Ueber die Knospung bei Cuninen vgl. pag. 33. Eine merkwürdige Art von Fortpflanzung durch Knospung wurde von Brooks (No. 18) an einer Eucopide, Epenthesis Mc'Cradyi, beobachtet. Hier sprossen an der Oberfläche der 4 den Radialcanälen zugehörigen Gonaden mehrere in ein chitiniges Gonangium eingeschlossene Blastostyle, an denen durch weitere Knospung kleine Medusen erzeugt werden. Wir hätten demnach — wenn die Deutung dieser Blastostyle als umgewandelter Hydranthen sicher feststehen würde — in diesem Falle eine Ausnahme von der Regel, dass durch Knospung von einer Meduse immer nur wieder eine Meduse erzeugt werden kann.

Von der bisher betrachteten Form ungeschlechtlicher Fortpflanzung — der lateralen Knospung — ist zu unterscheiden die Reproduction eines Hydranthen von einem freien Stielende aus, wie dieselbe nach Verletzungen, bei Tubularien nach dem spontanen Abstossen der Köpfchen (Dalyell No. 4, Allman No. 15), bei Campanulariden nach dem Absterben der Polypen in Folge von Algenüberwucherung (v. Lendenfeld No. 38) beobachtet wurde.

Ausserdem wurde bei Hydroiden in einzelnen Fällen auch Fortpflanzung durch Theilung beobachtet. So von Metschnikoff (No. 12) an den Blastula-Stadien von Oceania armata, von Ussow (No. 48) an den Knospen und ausgewachsenen Thieren des in den Jugendzuständen in den Eiern des Sterlet schmarotzenden Polypodium hydriforme, ferner als bisher ausschliesslich beobachtete Art der Fortpflanzung bei der nordamerikanischen Süsswasserform Microhydra Ryderi und bei Protohydra (Greeff). Weiterhin ist von älteren Beobachtern das Vorkommen spontaner Theilung bei Hydra behauptet worden.

Auch an den Jugendformen einiger Medusen wurde Fortpflanzung durch Theilung beobachtet, welche durch Knospung eines neuen Magens eingeleitet wird, worauf die Radiärgefässe um die beiden nun vorhandenen Manubrien als Centren sich gruppiren und eine Durchschneidung der Scheibe von deren Rande aus erfolgt; so bei Stromobrachium mirabile (Kölliker No. 37), Phialidium variabile (Davidoff No. 23) und Gastroblasta Raffaeli (Lang No. 39). Die neuentstehenden Radiärgefässe bilden sich hier vom Ringcanal aus als Centripetalgefässe. Indem in späteren Stadien die Knospung der Magenschläuche immer fortschreitet und die Theilung der Individuen nicht gleichen Schritt hält, ja wohl ganz unterbleibt, kommt es zur Ausbildung von Colonieen [Gastroblasta Raffaeli und timida (Keller)].

Eine weitere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welche man als „Frustelbildung“ (Allman No. 15) bezeichnet hat, kann am besten als die frühzeitige Abschnürung einer noch wenig entwickelten Lateralknospe bezeichnet werden. Bei Schizocladium ramosum, einer Campanulariden finden

sich an dem Polypenstöckchen Seitenzweige, die keinen Hydranthen tragen. Von den Enden derselben schnüren sich kleine Theilstücke ab, welche bis auf den Mangel der Cilien einer Planula ähnlich sind und, indem sie sich festsetzen und mit Perisarc überkleiden, zur Hydrorhiza eines neuen Stöckchens auswachsen, während der erste Hydranth durch Knospung aus ihnen hervorgeht. Bei der merkwürdigen, keinen Polypenstock erzeugenden, sondern solitär verbleibenden Corymorpha findet eine ganz ähnliche Frustel-Abschnürung von dem unteren Theile des Polypen statt, in welchem Vorgang wir vielleicht die letzte Andeutung einer Stockbildung zu erblicken haben.

Hydropolypen mit sessilen Gonophoren. Der Entwicklungsablauf der in den Sporosacs sich ausbildenden Embryonen ist nach Allman (No. 15), F. E. Schulze (No. 46), Hamann (No. 27) und Metschnikoff (No. 12) einigermassen von dem oben geschilderten verschieden vor Allem hinsichtlich der Entodermbildung — und schliesst sich mehr an die Entwicklung der hypogenetischen Medusen (siehe unten pag. 29) an. Durch eine totale und meist äquale Furchung soll hier zunächst ein solider, der Furchungshöhle entbehrender, kugeliger Embryo (sog. Morulastadium) zu Stande kommen, dessen oberflächlich gelegene Zellen sich durch raschere Theilung als differente Schicht (Ectoderm) von der inneren Zellmasse (Entoderm) sondern. Wie man sieht, schliesst sich dieser Process an die später zu schildernde Entodermbildung durch Abspaltung oder Delamination an. Der so entstandene zweischichtige Embryo streckt sich und gewinnt eine Geisselbekleidung der Oberfläche sowie durch Auseinanderweichen der Entodermzellen die Anlage der Gastralhöhle und wird in den meisten Fällen als Planula frei.

Für Tubularia wurde von Ciamician (No. 22) eine deutlich inäquale Furchung und darauffolgende Ausbildung des Gastrulastadiums durch Epibolie angegeben. Doch sind seine Untersuchungen durch Hamann (No. 27), Metschnikoff (No. 42) und Conn (No. 21) widerlegt worden, nach denen die Entwicklung des Tubularia-Eies ganz nach dem oben geschilderten Typus vor sich geht. Dagegen scheint es, als ob Tichomiroff (No. 47) sich für Ciamician's Beobachtungen ausgesprochen habe. Der nun entstandene zweischichtige Embryo hat anfangs Kuchenform, wird aber bald spindelförmig, indem an zwei gegenüberliegenden Stellen Tentakelanlagen knospen. Nun erfolgt die Ausbildung der Gastralcavität und neuer Tentakel in der Aequatorialebene. Die letzteren sind anfangs nach der aboralen Seite zu gekrümmt. Der Embryo erfährt nun im Allgemeinen eine Streckung nach der Richtung der Hauptaxe, und, während an seinem oralen Pole die Anlagen der Mundtentakel erscheinen und die Mundöffnung zum Durchbruche kommt und die Haupttentakel sich oralwärts krümmen, wird das hintere Ende verschmälert und einigermassen vom Hauptkörper durch eine Ringfurche abgesetzt. Damit ist nun das sog. Actinulastadium (Fig. 19) erreicht, und der kleine Polyp verlässt den Mutterkörper (die Gonophore), um sich festzusetzen und zu einer neuen Colonie auszuwachsen. Bemerkenswerth ist die Uebereinstimmung mit der später zu schildernden Entwicklung der Aeginidenlarve (pag. 32).

Das Ei von Hydra entwickelt sich in einem der Ectodermschicht der Polypenwandung angehörigen Ovarium, welches durch Vermehrung der Zellen des sog. interstitiellen Gewebes entstanden ist. Von den das Ovarium zusammensetzenden Zellen wird nur eine (in seltenen Fällen 2) zum reifen Ei ausgebildet, während die übrigen zur Ernährung desselben dienen und durch Pseudopodien vom Ei aufgenommen werden. Das reife Ei, welches in seinem Innern zahlreiche, als Pseudozellen bezeichnete Dotterelemente birgt, tritt durch Aufplatzen der es deckenden Ectodermschicht aus dem Mutterkörper

heraus, an dem es jedoch noch längere Zeit befestigt bleibt. Der vom mütterlichen Körper abgewandte Theil des Eies bezeichnet den animalen, der an ihm adhärirende Theil den vegetativen Pol des Eies. Es erfolgt sodann die Ausstossung der Richtungskörperchen und die Befruchtung. Die Entwicklung des Eies wurde von Kleinenberg (No. 32), Korotneff (No. 35) und Kerschner (No. 33) studirt. Nach Kerschner kommt es nicht zur Ausbildung einer soliden Morula, sondern es entsteht durch eine totale und ziemlich äquale Furchung eine Blastula, von deren unterem, dem Mutterthier zugewandten (vegetativen) Pole aus eine Einwanderung von Zellen in die Furchungshöhle stattfindet, welche das Entoderm bilden. Hier entsteht demnach das Entoderm durch polare Einwucherung und da Hamann (No. 27) bei Halecium tenellum und Metschnikoff (No. 12) bei Campanularia caliculata (?) die Entodermbildung durch Einwanderung beobachten konnten, so scheint dieser Typus auch unter den Hydropolypen verbreiteter, als man bisher angenommen hat.

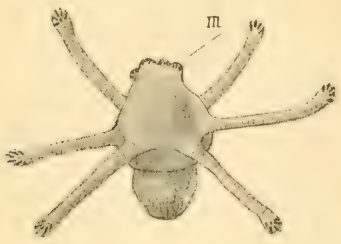


Fig. 19. Actinula von Tubularia (nach Ciamician). *m* Anlage der Mundtentakel.

Nachdem die Furchungshöhle vollständig mit Entodermzellen ausgefüllt wurde, kommt es zur Abscheidung einer doppelten Eihülle, einer inneren Keimschale und einer äusseren härteren Chitinhülle. Während nach Kleinenberg und Korotneff bei der Ausbildung der letzteren die Ectodermzellschicht aufgebraucht werden sollte, konnte Kerschner den Nachweis erbringen, dass das Ectoderm erhalten bleibt. Nun löst sich das Ei vom mütterlichen Körper und fällt zu Boden. Die Entodermzellmasse nimmt hierauf durch Entwicklung zahlreicher protoplasmatischer Verbindungsstränge und zwischen denselben befindlicher Lücken ein bindesubstanz-ähnliches Aussehen an (Kerschner), worauf im Innern derselben die Gastralhöhle zum Vorschein kommt. Schliesslich zerfällt die äussere Keimschale, und es tritt der noch von der inneren Hülle überzogene Embryo daraus hervor. Nun entstehen die Tentakel als Ausstülpungen der Wand und die Mundöffnung durch Durchbrechung derselben an einer Stelle, welche dem vegetativen Pole des Eies entspricht (Kerschner), so dass nach Auflösung der Hülle die junge Hydra in actinula-ähnlicher Gestalt frei wird.

Ueber die Gesetzmässigkeit in dem Auftreten der Tentakel sind die Angaben für Hydra bisher noch divergent. Kleinenberg lässt sämmtliche Tentakel des Embryos gleichzeitig entstehen, während Korotneff für dieselben ein paarweises Auftreten angiebt, wie ein solches von Mereschkowsky für die Knospen behauptet worden war. Während an letzteren von Jung keine bestimmte Regel erkannt werden konnte, glaubte Haacke (No. 28) beobachtet zu haben, dass sich die nicht grünen Hydren in zwei Arten trennen, die er als H. Trembleyi und H. Roeselii unterschieden hat. An den Knospen der ersteren entstehen sämmtliche (meist 6) Tentakel gleichzeitig; dagegen lässt das Auftreten der Tentakel bei Hydra Roeselii eine Orientirung mit Rücksicht auf den mütterlichen Organismus nicht verkennen, insofern (bei senkrechter Einsetzung der Knospe) die beiden zuerst auftretenden Tentakel in einer den mütterlichen Organismus quer durchschneidenden Ebene gelagert sind, während der dritte in einer auf dieser senkrecht stehenden Ebene gegen die Oralseite des mütterlichen Körpers sprosst, der vierte diesem opponirt, etc. Solche Beispiele beweisen, dass bei stockbildenden Radiär-

thieren durch das Verhältniss der Knospe zum Mutterorganismus die bilaterale Symmetrie der ersteren bedingt wird. Wir werden daher die bilaterale Ausbildung mancher Coelenteraten (Anthozoen, junge Scyphopolypen) von der Stockbildung herzuleiten haben (Haacke No. 76).

Ueber die Entwicklung der Hydrocoralliae liegen bisher nur spärliche Angaben vor. Moseley fand bei Stylasteriden wohlentwickelte Planulae innerhalb der Gonophoren. Auf diesem Stadium scheinen auch die Larven von Millepora auszuschwärmen. Hier durchlaufen die sehr kleinen dotterarmen Eier die ersten Entwicklungsstadien im Entoderm des Coenosarcs, wo sie häufig durch ein stielförmiges Pseudopodium an die Stützlamelle angeheftet erscheinen. Später wandern sie in das Entoderm der Basalplatte der Gastrozooiden ein, wo sie sich bis zur Planula entwickeln. Es muss auffallen, dass hier die erste Entwicklung unter beträchtlicher Vermehrung der embryonalen Kerne, aber ohne deutliche Furchung abläuft (Hickson No. 30).

Hypogenetische Medusen. In den Gruppen der Trachomedusen und Narcomedusen kommt der in der regelmässigen Aufeinanderfolge von Polypen und Medusen bestehende Generationswechsel in Ausfall, in-

Fig. 20. Drei Stadien der Geryonidenentwicklung. *A* und *C* von Liriope mucronata (nach Metschnikoff), *B* von Geryonia fungiformis (nach Fol).
A 16zelliges Stadium, *h* Furchungshöhle, *B* beginnende Delamination, *C* nach vollendeter Delamination, *g* Gallerte.

dem hier die Polypengeneration unterdrückt erscheint. Hier entwickeln sich die jungen Medusen direct aus dem Ei, haben aber noch vielfach eine Metamorphose durchzumachen. Nur bei den Cuninen kommt es zur secundären Ausbildung eines Generationswechsels, indem die aus dem Ei sich entwickelnde Larve durch einen Knospungsprocess die Medusen hervorgehen lässt (parasitische Knospenähren der Cuninen). —

Die Entwicklung des Geryoniden-Eies ist an mehreren Arten von Metschnikoff (No. 42 u. 12), Fol (No. 25) und Brooks (No. 17) untersucht. Das Geryoniden-Ei, welches aus dem Munde der Mutter ausgeworfen wird, ist von einer Schleimhülle umgeben und lässt eine deutliche Scheidung in ein körnchenreiches Ectoplasma und ein schaumig aussehendes, helleres Endoplasma erkennen. Durch eine totale und äquale Furchung kommt es zur Ausbildung von 2, 4, 8 etc. Blastomeren, an denen man einen oberflächlichen, ectoplasmatischen und einen inneren endoplasmatischen Antheil erkennen kann (Fig. 20 *A*). Im 16zelligen Stadium ist meist eine durch Auseinanderweichen der Blastomeren entstandene Furchungshöhle (Fig. 20 *A*, *h*) zu erkennen. Wenn durch diess Stadium das Blastulastadium repräsentirt ist, so zeigen

die folgenden den Anfang der Entodermbildung, welche hier nach der übereinstimmenden Angabe der obengenannten Forscher durch einen sog. Delaminationsprocess vor sich geht. Indem jede Furchungskugel eine Quertheilung erleidet, wird ihr ectoplasmatischer Antheil von dem endoplasmatischen getrennt (Fig. 20 *B*). Aus dem letzteren gehen die Elemente des Entoderms hervor. Es resultirt aus diesem in der ganzen Peripherie sich abspielenden Process die Bildung einer zweischichtigen geschlossenen Zellblase (Fig. 20 *C*), deren Aussenschicht das Ectoderm und deren Innenschicht das Entoderm darstellt, während die im Centrum befindliche Höhle, das frühere Blastocoel, nun direct zum Gostrocoel oder zur Urdarmhöhle wird. Bald kommt es nun zwischen beiden Zellschichten zur Ausscheidung einer durchsichtigen Gallerte (Fig. 20 *C*, *g*). Da der Embryo von nun an sich durch Geisselbewegung der Ectodermzellen umherbewegt, so könnte man diess Stadium dem Planulastadium der übrigen Hydroiden gleichstellen.

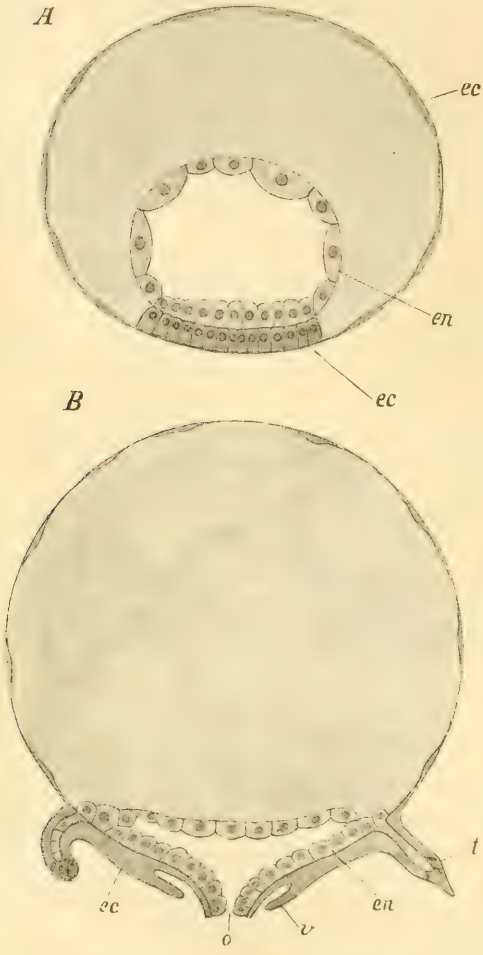


Fig. 21. Zwei Entwicklungsstadien von Liriope mucronata (nach Metschnikoff). Schematisch.
A Eine Larve vom fünften Tage.
B Eine siebentägige Larve im optischen Durchschnitt, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *o* Mundöffnung, *v* Anlage des Velum, *t* Anlage der primären, perradialen Tentakel.

Die nächste Veränderung besteht in der Vermehrung der gallertartigen Abscheidung, wodurch die Ectodermblase mächtig ausgedehnt wird. Da diese Abscheidung nicht ringsum gleichmässig erfolgt, so wird die Entodermblase immer mehr excentrisch gelagert, bis sie an einem Punkte, dem oralen Pole, das Ectoderm berührt (Fig. 21 *A*). An dieser Stelle werden die Zellen des Ectoderms und Entoderms verdickt, und hier bildet sich später durch eine Durchbrechung dieser Schichten die Mundöffnung. An der dieselbe umgebenden verdickten Ectodermplatte macht sich bald eine besondere Verdickung der peripheren Parthieen geltend, wodurch ein Ringwall gebildet wird, an dessen Aussenseite sich die 4 resp. 6 primären Tentakel als kleine Erhebungen ausbilden, in deren Innerem

Zellstränge des Entoderms, welche mit der Wand der Gastralhöhle zusammenhängen, zu erkennen sind (Fig. 21 *B*). Diess tentakeltragende Stadium, welches die Eigenthümlichkeiten der Meduse noch nicht erkennen lässt, kann man wohl als ein modificirtes Actinulastadium auffassen.

Im weiteren Verlaufe erfährt die bisher kugelige Larve eine Abplattung, und gleichzeitig wird auch der Entodermsack abgeflacht. Es bildet sich nun von dem ringförmigen Ectodermwalle aus das Velum (Fig. 21 *B*). Indem sich das die Mundöffnung umgebende Feld einstülpt, gelangt die bald sich vergrössernde Anlage der Subumbrellarhöhle zur Ausbildung (Fig. 22). Da die abgeflachte Gastralhöhle hiebei ebenfalls

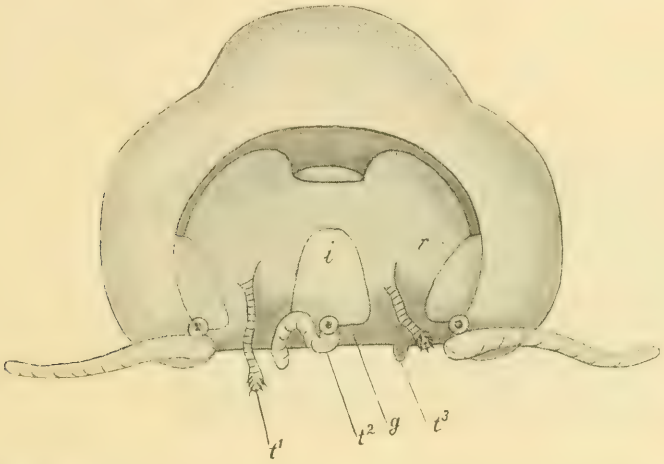


Fig. 22. Larve von Liriope scutigera (nach Brooks). *i* interradiale Verwachsungsfelder des Kranzdarms (Cathammalplatten), *r* Radiärgefässe, *g* Ringgefäss, t^1 primäre, perradiale Larvententakel, nach oben gerückt, t^2 interradiale Larvententakel, t^3 Knospe eines permanenten, perradialen Tentakels.

eine Einstülpung erfährt, so stellt dieselbe nun einen über die Subumbrellarhöhle gestülpten, doppelwandigen Becher dar. Indem sich die beiden Wände desselben (bei Liriope) nach Brooks an vier interradiären Stellen (Fig. 22 *i*) aneinanderlegen und miteinander verwachsen, kommen die Cathammalplatten der Gefässlamelle zur Ausbildung, während die durchgängig bleibenden Stellen die vier anfangs sehr weiten Radiärgefässe (*r*) und den Ringcanal (*g*) darstellen. Die weiteren Veränderungen, durch welche die Larve sich dem Bau der ausgebildeten Form nähert, bestehen in der Anlage interradialer (t^2) und der permanenten perradialen (t^3) Tentakel (während die primären Tentakel schwinden), der Ausbildung der Gehörbläschen, dem Auswachsen des Gastrostyls und einer allgemeinen Abflachung der Glocke (Brooks). —

In diesen Umwandlungen, vor Allem in dem Verlust der soliden Larvententakel, von denen die perradialen stets resorbirt werden, während die interradialen bei einigen Formen neben den später gebildeten hohlen, permanenten (perradialen) Tentakeln erhalten bleiben, ist die durch Leuckart, Fr. Müller und E. Haeckel genauer bekannt gewordene Metamorphose der Geryoniden begründet.

Bei Aglaura und Rhopalonema kommt die Entodermbildung nicht durch Delamination zu Stande, sondern auf ähnliche Weise, wie bei den Hydropolypen, indem sich zunächst ein solides der Furchungshöhle entbehrendes sog. Morulastadium ausbildet, dessen oberflächliche Zellen zur Ectodermschicht sich umwandeln, während die im Inneren gelegenen das Entoderm repräsentiren (Metschnikoff No. 12).

Die Entwicklung der Narcomedusen aus dem Ei ist vor Allem durch Metschnikoff (No. 12 und 13) bekannt geworden. Bei Aeginopsis mediterranea vollzieht sich die Entodermbildung durch multipolare Einwanderung. Es kommt nämlich im Verlaufe der Furchung nicht zur Ausbildung einer deutlichen Furchungshöhle, sondern es wandern schon frühzeitig von beliebigen Stellen der Oberfläche Zellen in das Innere, um daselbst die Entodermzellmasse zusammenzusetzen. Indem das Ectoderm sich mit Geisseln bedeckt, kommt es zur Ausbildung einer langgestreckten, stabförmigen Planula, welche fast das Aussehen eines abgelösten Hydroidententakels darbietet, da ihr Inneres von Entodermzellen erfüllt ist, welche nur in der Mitte dichter gestellt, an beiden Enden aber einreihig angeordnet sind. Bald jedoch zeigt es sich, dass diese beiden, später abgebogenen Enden zu den ersten Tentakeln der Larve auswachsen, indess das Mitteltheil zur Anlage des Medusenleibes wird (Fig. 23). Durch Auseinanderweichen der Entodermzellen kommt die Gastralhöhle zur Ausbildung, während der Mund später nach aussen durchbricht. Es entwickelt sich ein zweites Paar kleinerer Tentakel, welche gegenüber den ersten im Kreuz gestellt sind. Durch Entwicklung der Sinneskörper, der Gallerte, Schirmhöhle und des Velums wird allmählich die Larve in die Form der Meduse übergeführt (J. Müller, Metschnikoff). —

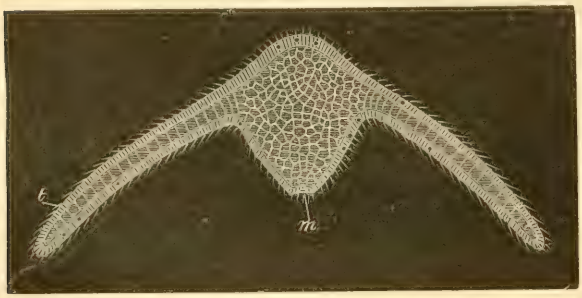


Fig. 23. Drei Tage alte Larve von Aeginopsis mit zwei Tentakel. (Nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch.) *m* Mund, *t* Tentakel.

Wenn sich so die Entwicklung der Aeginiden als eine einfache Metamorphose darstellt, so haben sich für den Entwicklungskreis der Cuninen zum Theil viel complicirtere Verhältnisse herausgestellt, welche in dem Parasitismus der Larven und der gleichzeitigen Neigung zu frühzeitiger Knospung begründet sind. Verhältnissmässig einfach stellen sich die Verhältnisse nach Mc' Crady und Brooks (No. 17) für Cunoctantha octonaria dar. Hier gelangen die bewimperten Larven in die Schirmhöhle einer Tiaride (Turritopsis) und wachsen daselbst unter ähnlichen Stadien, wie sie oben für Aeginopsis beschrieben sind zu einem actinula-ähnlichen Wesen aus, das sich mit seinen 4 Tentakeln an der Aussenwand des Magens von Turritopsis festheftet, während es seinen langausgezogenen Rüssel durch die Mundöffnung in den Magen des Wirthes einführt. Dieses Larvenstadium vermehrt sich durch Knospung, bis

schliesslich sowohl die ursprüngliche Larve, als die durch Knospung erzeugten Individuen durch allmähliche Umwandlung Medusenform gewinnen und zu einer jungen Cunoctantha werden. Aehnlich sind die Fälle, in denen freischwärmende Planulae von Cuninen in den Magen von Geryonien einwandern, sich im Inneren desselben festsetzen und daselbst zu einer Knospenähre auswachsen. Da jedoch in diesem Falle nur die Knospen die Fähigkeit haben, sich in Medusen umzuwandeln, während der aus der Larve entstandene, polypenähnliche Stolo sich nicht weiterentwickelt, so kommt es zur Ausbildung eines Generationswechsels. Vielfach hat man in der Magenhöhle von Cuninen selbst parasitisch lebende Larven von Cuninen beobachtet, welche sich zu kleinen Medusen umbildeten, aber sich gleichzeitig durch Knospung vom aboralen Pole aus ungeschlechtlich vermehrten (Metschnikoff). Da die so entstandenen Individuen häufig im Bau, vor Allem in der Zahl der Antimeren sich wesentlich von jener Form, in deren Magenhöhle sie sich vorfanden, unterschieden, so ist es zweifelhaft geblieben, ob man es hier mit einer andersgestalteten Brut derselben zu thun hat, oder mit Abkömmlingen einer anderen Cuninen-Art, die im Schwärmzustand in die Magenhöhle des Wirthes eingewandert sind. Neuerdings wurde von Korotneff (No. 36) eine in der Mantelgallerte von Salpa fusiformis schmarotzende Cuninenlarve (?) als Gastrodes parasiticum beschrieben.

Eine merkwürdige Art der Fortpflanzung hat Metschnikoff (No. 12) für Cunina proboscidea beschrieben und als Sporogonie bezeichnet. Durch sie würde der einzige Fall parthenogenetisch sich entwickelnder Eier bei Coelenteraten repräsentirt sein. Es kommt bei der erwähnten Form in den Geschlechtsorganen (abgesehen von den Zeugungsstoffen) zur Entwicklung neutraler, amöboider Geschlechtszellen, welche bald aus ihrer Brutstätte auswandern und in das Entoderm der Magentaschen und des Ringcanals, aber auch in die Gallertschicht der Subumbrella eindringen. Diese amöboiden Zellen, die sich sowohl beim Männchen als beim Weibchen vorfinden, theilen sich zunächst, worauf es zu einer Umschliessung einer Zelle durch die andere kommt. Die umschlossene Zelle wandelt sich in einen Embryo um, während die umschliessende Zelle als riesenhaft auswachsende, amöboid bewegliche Deckzelle, die Ernährung, Bewegung und Festheftung des Embryos besorgt. Bei weiterem Auswachsen des bewimperten Embryos hängt derselbe frei in den Gastralraum des Mutterthieres, während nur allein die Deckzelle der Fixation am Entoderm vorsteht. Schliesslich werden die Embryonen frei und gelangen in den Gastralraum der Mutter, wo sie sich zu Medusen umbilden und gleichzeitig von ihrem aboralen Pole neue Knospen produciren. Die so erzeugten Medusen sind im Moment des Ausschlüpfens aus dem Mutterkörper schon geschlechtsreif. Sie unterscheiden sich aber wesentlich vom Mutterthiere. Sie haben die Charactere der Solmariden, insoferne ihnen ein einfacher Magenschlauch und eine ringförmige Gonade zukommt, während „Otoporpen" fehlen. Hier wechseln also im Entwicklungskreise zwei verschieden gestaltete, geschlechtliche Generationen, von denen die eine auf parthenogenetischem Wege resp. durch Knospung entstanden ist. Diese Verhältnisse bedürfen noch weiterer Untersuchung und Bestätigung.

2. Siphonophora.

Systematik: I. Physophoridae.
1. Physonectae (Hkl).
2. Pneumatophoridae (Rhizophysa, Physalia).
3. Tracheophysae (Velella, Porpita).
II. Calycophoridae.

Die Eier der Siphonophoren werden in sessilen Gonophoren oder in kleinen, freiwerdenden, ursprünglich 4strahligen, craspedoten Medusen ausgebildet und nach ihrer Ablage im Seewasser befruchtet. Sie sind rund, meist nackt (mit Ausnahme von Hippopodius gleba) und gleichen den Eiern der Geryoniden und Ctenophoren, insoferne sich an ihnen ein dichtes, homogenes Exoplasma und ein vacuolisirtes, schaumig aussehendes Endoplasma unterscheiden lässt. Die Furchung ist stets eine totale und äquale und führt zunächst zu einem Morulastadium, das in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Indem dasselbe an seiner Oberfläche eine Schicht kleiner bewimperter Zellen zur Entwicklung bringt, gelangen wir zu einem zweischichtigen kugeligen oder etwas in die Länge gestreckten Planulastadium. Das Genauere über die Sonderung der beiden Keimblätter ist bisher noch nicht bekannt geworden.

Die Entwicklung der Siphonophoren ist vor Allem durch Gegenbaur (No. 67), Haeckel (No. 68 u. 70), Metschnikoff (No. 13), Fewkes (Nr. 66) und Chun (No. 54—58) erforscht worden. Für die weitere Entwicklung (Metamorphose[1]) des jungen Siphonophorenstöckchens) herrschen unter den einzelnen Gruppen beträchtliche Verschiedenheiten.

Physophoridae. Ein verhältnissmässig einfacher Typus ist durch die Entwicklung von Halistemma (Stephanomia) pictum repräsentirt. Die erste an der Planula bemerkbare Veränderung ist eine Streckung nach der Richtung der späteren Hauptaxe (Fig. 24 *A*) und die Ansammlung von rothem Pigment am unteren (oralen) Pol. Es treten sodann unter der Ectodermzellschicht einzelne kleine Zellen auf, welche offenbar aus einer Umwandlung der saftreichen, grossen Entodermzellen hervorgegangen sind und sich bald zu einer zweiten Schichte von Zellen (dem definitiven Entoderm) unter dem Ectoderm anordnen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die saftreichen, grossen Entodermelemente immer mehr aufgezehrt, so dass es zur Ausbildung einer im Inneren gelegenen Höhle, der Gastravascularhöhle kommt (Fig. 24 *B*). Die erste Organanlage macht sich am oberen (aboralen Pole) bemerkbar. Hier zeigt das Ectoderm eine Verdickung, welche sehr bald — ähnlich dem Knospenkern einer Meduse — nach innen wächst (Fig. 24 *A*, *ep*) und im Centrum durch Dehiscenz der Zellen einen Spaltraum zur Entwicklung bringt. Diess ist die erste Anlage der Pneumatophore, die somit als solide Einwucherung vom Ectoderm aus angelegt wird. Hierauf wird die Anlage des ersten larvalen Fangfadens als seitliche Ausstülpung beider Körperschichten (Fig. 24 *B*, *t*) bemerkbar. Bald folgt

[1]) Wir betrachten hiebei den gesammten Siphonophorenstock als Einheit (Individuum dritten oder höheren Grades: Cormus). Gerade so, wie die Metamorphose eines Individuum zweiten Grades (Person) unter Verlust larvaler Organe und Ersatz derselben durch definitive einherzugehen pflegt, so vollzieht sich die Metamorphose des Siphonophorenstöckchens häufig unter Verlust larvaler Theilstücke, welchen der Werth einer Person zuerkannt werden muss, z. B. Schwimmglocken, Deckstücke etc.

die Anlage eines zweiten, hinfälligen Larvententakels nach. Durch das Auftreten des Fangfadens ist der bilateral symmetrische Bau der Larve gekennzeichnet, indem jene Körperseite, der das erwähnte Organ ange-

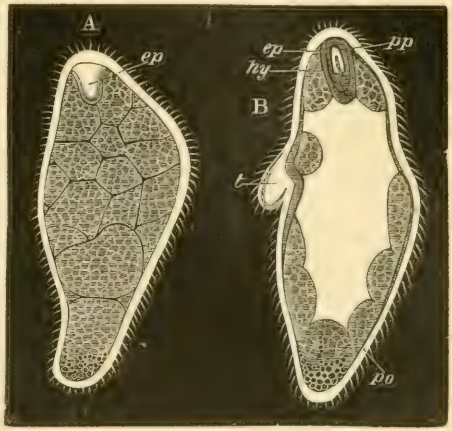


Fig. 24. Zwei Entwicklungsstadien von Halistemma (Stephanomia) pictum (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch).

A Bewimpertes Planulastadium, *ep* Anlage der Pneumatophore als Ectodermeinwucherung.

B Aelteres Stadium mit centraler Magenhöhle, *po* Anlage des ersten Magenschlauches, *t* Fangfadenanlage, *pp* Pneumatocyste, *ep* Ectodermale Umhüllung derselben (Pneumatosaccus), *hy* Entoderm in der Umgebung der Pneumatophore.

hört, der Zone entspricht, von der aus in der Folge sämmtliche neuauftretenden Knospen hervorsprossen, der sog. Ventralseite des Siphonophorenstöckchens.[1]) Gleichzeitig wird durch eine quere Einschnürung entsprechend der Tentakelbasis eine Trennung in einen oberen Körperabschnitt, der zum Stamm und zur Pneumatophore wird, und einen unteren Abschnitt angedeutet. Aus dem letzteren entwickelt sich der erste Nährpolyp (Magenschlauch), indem am unteren Pole eine Mundöffnung zum Durchbruche kommt. —

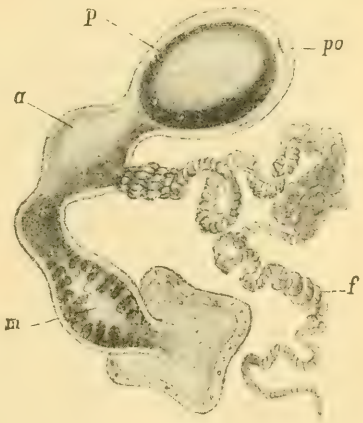


Fig. 25. Jüngstes Larvenstadium einer Physalide (Alophota Giltschiana) (nach Haeckel).

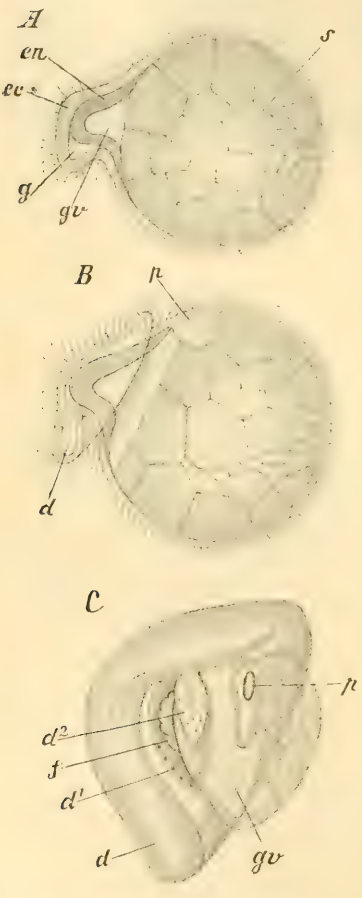
p Pneumatophore, *po* deren apicales Stigma, *a* Rudiment des Stammes, *m* Magenschlauch, *f* Fangfaden.

Hiermit ist bei Halistemma pictum eine Larvenform erreicht, welche sich unter den Physophoriden mehrfach wiederfindet und aus der apicalen Luftflasche, sowie einem Magenschlauch mit dazugehörigem Fangfaden besteht. Wir erkennen dieselbe in der durch Haeckel (No. 70) beschriebenen und auf Stephalia corona bezogenen Auronectidenlarve, welche neben der umfangreichen Pneumatophore noch die Anlage des merkwürdigen luftausführenden Apparates (Aurophore) erkennen lässt. Ferner scheint sie unter den Pneumatophoriden (Chun) verbreitet. So sind die jüngsten durch Huxley und Haeckel (No. 70) bekannt gewordenen Physalidenlarven nach diesem Typus

[1]) Die Bezeichnung dieser Seite als Ventralseite kann nur durch den Vergleich mit anderen Siphonophorenlarven festgestellt werden. Dagegen hat Haeckel die dorsale Lagerung des primären Tentakels für ähnliche Larven angegeben. (No. 70. pag. 315. Taf. XXII.)

gebaut (Fig. 25). Erst in späterer Zeit nimmt der sich sehr vergrössernde Luftsack und das Rudiment des Stammes eine mehr horizontale Lagerung ein, wodurch der früher apicale Porus der Luftflasche an das Vorderende, die Insertion des primären Magenschlauches dagegen an das Hinterende des Körpers gelangt, an dessen unterer (Ventral-) Seite nun neue Individuengruppen (Magenschläuche, Taster mit Fangfäden, Gonophoren) hervorsprossen. Im weiteren Verlaufe entwickelt sich die sog. Luftplatte an der Innenseite des Luftsackes (modificirter Lufttrichter) und der Rückenkamm (Chun No. 58).

Die Entwicklung von Halistemma rubrum verläuft nach Metschnikoff (No. 13) in ähnlicher Weise, wie die von H. pictum und unterscheidet sich von derselben vorwiegend durch das frühzeitige Auftreten der Knospen der Schwimmsäule, welche an der Ventralseite zwischen der Anlage der Pneumatophore und des ersten Tentakels zur Entwicklung kommen. Die erste Schwimmglockenknospe wird sehr früh gleichzeitig mit der Luftflasche angelegt, und beide Anlagen haben im Anfange ein fast übereinstimmendes Aussehen. Dagegen tritt im weiteren Verlaufe die Schwimmglockenanlage über die Oberfläche der Larve heraus und schnürt sich von derselben knospenartig ab, während die Pneumatophore in das apicale Ende versenkt bleibt. Eine weitere Differenz gegenüber H. pictum ergiebt sich aus der excentrischen Lagerung der Gastrovascularhöhle, welche durch eine dorsale Anhäufung saftreicher Entodermzellmassen ganz nach der Ventralseite zu verdrängt erscheint. Durch diess Verhältniss wird ein Uebergang zu den Larven von Agalma, Crystallodes und Atorybia vorbereitet, bei denen es durch Anhäufung noch bedeutenderer Massen grosser saftreicher Zellen an der Dorsalseite des Larvenkörpers bis zur Entwicklung einer fast Dottersack-ähnlichen Bildung (Crystallodes) kommen kann.



Die Entwicklung von Agalma ist durch Metschnikoff (No. 13) und Fewkes (No. 66) bekannt geworden. Das bewimperte Planulastadium behält hier die runde Form des Eies bei, lässt jedoch bald an einer Stelle eine Verdickung des Ectoderms erkennen. An dieser, welche der späteren Ventralseite der Larve entspricht, kommt es auch bald zur Ansammlung

Fig. 26. Drei Entwicklungsstadien von Agalma Sarsii (nach Metschnikoff). *A* Erste Anlage des kappenförmigen Deckstücks an der bewimperten Larve, *B* Abschnürung dieser Anlage und Entwicklung der Pneumatophore, *C* Stadium mit drei Deckstückanlagen, *d* primäres kappenförmiges Deckstück, d^1 d^2 erstes und zweites heteromorphes Deckstück, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Fangfadenknospe, *g* Gallerte, *gv* Gastrovascularhöhle, *p* Pneumatophorenanlage, *s* Saftzellen.

kleiner Entodermzellen, welche eine zweite Zellschicht unter dem Ectoderm bilden (Fig. 26 *A*, *en*). Beide Schichten heben sich von den darunterliegenden grossen Saftzellen etwas ab, wodurch die Gastralhöhle (*gv*) ausgebildet wird, während die so entstandene Vorwölbung sich bald durch eine Ringfurche vom übrigen Larvenkörper abschnürt und als Anlage des ersten primären Deckstücks zu erkennen ist (Fig. 26 *B*, *d*). Dasselbe entwickelt sich weiter durch Ausscheidung einer zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Gallertmasse (*g*), welche bald mächtig anwächst, so dass das in das Deckstück reichende Entodermdivertikel ein verhältnissmässig kleines zapfenförmiges Organ darstellt. Kurze Zeit nach der Anlage des primären mützenförmigen Deckstücks wird die Pneumatophore als Ectodermeinwucherung (Fig. 26 *B* u. *C*, *p*) angelegt, welche bald ringsum von einer Entodermduplicatur umhüllt wird, während in ihrem Inneren die Luftflasche sich ausbildet. Es knospen nun zunächst zwei neue Deckstückanlagen (Fig. 26 *C*, d^1, d^2) an der Ventralseite, welche zu heteromorphen, blattförmigen, sägerandigen larvalen Deckstücken auswachsen, indess eine neue ventrale Knospe sich zum provisorischen Fangfaden (*f*) ausbildet. Durch Vergrösserung der Gastrovascularhöhle (*gv*) wird allmählich der mit Saftzellen erfüllte Rest des Larvenkörpers in den Magenschlauch umgewandelt. Die weitere Entwicklung vollzieht sich unter dem Verlust des primären, kappenförmigen Deckstücks, welches durch einen Kranz blattförmiger, ebenfalls provisorischer Deckstücke ersetzt wird, so dass auf diese Weise ein Larvenstadium erreicht wird, welches mit dem Zustand, der bei Atorybia zeitlebens persistirt, Aehnlichkeit hat (Claus).

Die Entwicklung von Physophora, welche sich im Allgemeinen an die von Halistemma anschliesst, ist auch durch die frühzeitige Ausbildung eines larvalen, später schwindenden Deckstückes characterisirt, dessen erste Anlage, wie es scheint, der der Pneumatophore vorhergeht. Es entwickelt sich im weiteren Verlaufe eine Larve, bei welcher das bilaterale, an der einen Seite mit einem Spalt versehene Deckstück die Anlage des Magenschlauches und der Pneumatophore sowie des provisorischen Fangfadens dütenförmig umhüllt. Es wurde schon von Haeckel (No. 68) und später von Balfour auf die Aehnlichkeit des Habitus dieser Larve mit gewissen bilateral-symmetrisch entwickelten Hydroidmedusen (Hybocodon) hingewiesen und dasselbe zur Unterstützung der Medusentheorie (siehe unten pag. 43) herangezogen. Nach dieser Anschauung würde die Larve dieses Stadiums ein Individuum von Medusenorganisation darstellen, an welchem das Manubrium der Meduse durch den Magenschlauch und der Medusenschirm durch das larvale Deckstück repräsentirt wäre, während der Fangfaden als einziger vorhandener Randtentakel der Meduse aufgefasst werden müsste. Ein solches nach der Haeckel'schen Anschauungsweise auf die Grundform der Hydroidmeduse zurückführbares primäres Individuum des Siphonophorenstockes wird im Sinne der Medusentheorie (siehe pag. 41 und 43) als Medusom und die darauf zu beziehende Larvenform als Siphonulastadium bezeichnet.

Die Entwicklung der Velelliden (Tracheophysae Chun) ist bisher nur bruchstückweise bekannt geworden. Eine Anzahl jüngerer Larven wurden von A. Agassiz (No. 52), Haeckel (No. 70), Bedot (No. 53) und Chun (No. 57) beschrieben. Das jüngste von Haeckel beobachtete und vielleicht in den Entwicklungskreis von Porpita gehörige Larvenstadium wurde als Disconula bezeichnet und weist einen deutlich achtstrahligen Bau auf (Fig. 27). An der unteren Fläche des scheibenförmigen Stammes hängt ein centrales Magenrohr (*c*) herab, dessen Höhlung durch 8 Radialcanäle mit einem peripheren Ringcanal und 8 einfachen Tentakeln (*t*) in

Verbindung steht. In den apicalen Theilen der Gallertscheibe findet sich eine centrale, linsenförmige Luftflasche (p), umgeben von einem Kranz von 8 radialen Luftkammern, deren jede durch einen dorsalen Porus nach aussen mündet. Haeckel fasst dieses Stadium als die ontogenetische Reproduction

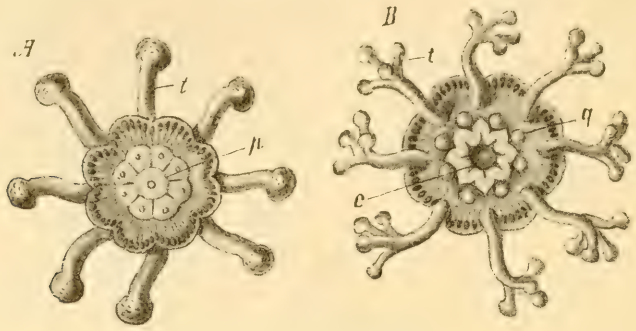


Fig. 27. Zwei Disconulastadien (nach Haeckel).
A Jüngeres Stadium, von der oberen Seite gesehen.
B Etwas älteres Stadium mit ramificirten Tentakeln, von der unteren Seite gesehen.
p Pneumatophore, *q* Knospen der Gonophoren-Träger, *c* centraler Magenschlauch mit Mundöffnung, *t* Tentakel.

einer octoradialen Ahnenform auf, welche unter den Trachomedusen zu suchen wäre, und muss desshalb die hieher zu rechnenden Siphonophoren als selbstständige Unterclasse (Disconanthae) allen übrigen von einer bilateralen Stammform, die in der Siphonulalarve ihren Ausdruck findet, sich herleitenden gegenüberstellen. Gegen diese Hypothese der diphyletischen Ableitung der Siphonophoren hat Chun geltend gemacht, dass dem octoradialen Disconula-Stadium vermuthlich ein bilaterales Siphonula-Stadium in der Entwicklung der Porpitiden und Velelliden vorhergeht. Junge Ratarien (Velellenlarven) mit noch einfacher, ungekammerter Pneumatophore liessen vier bilateral angeordnete Tentakel erkennen, indem ein grösserer Tentakel und 3 kleinere symmetrisch angeordnete zu bemerken waren. Die Ratarien sind durch den Besitz eines auf der oberen Seite der Scheibe senkrecht aufsitzenden Segels ausgezeichnet, dessen Basis ursprünglich die Richtung der längeren Axe der elliptischen Scheibe einnimmt, so dass den Ratarien im Allgemeinen ein zweistrahlig radiärer Bau zukommt. Erst in späteren Stadien kommt die amphitecte (klinoradiale) Grundform der Velellen zum Ausdruck, indem dieses Segel sich gegen die erwähnte Axe um 45° dreht, so dass es nun in der Diagonale steht.

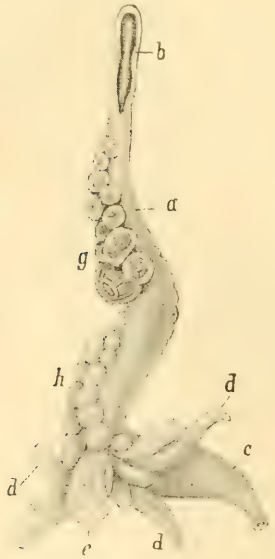


Fig. 28. Junge Agalmopsis (nach Gegenbaur). *a* Stamm, *b* Pneumatophore, *c* einziger entwickelter Magenschlauch, *d* Knospen von Fangfäden und Tastern zur Individuengruppe des ersten Magenschlauchs gehörig, *e* Deckstück, *g* Knospen der Schwimmsäule, *h* Knospen des unteren Stammesabschnittes.

Wir haben noch Einiges über die Gesetze des Wachsthums der Siphonophoren-Stöcke hinzuzufügen. Bei jenen Formen, welche sich durch einen langgestreckten Stamm auszeichnen, knospen die einzelnen Individuen nicht im gesammten Umkreise, sondern nur längs einer der Länge nach verlaufenden Linie (Fig. 28). Da die Wand des Stammes entsprechend dieser Linie einen anders gearteten Bau aufweist, so lässt vor Allem der Querschnitt des Stammes eine bilateral-symmetrische Anordnung erkennen. Man bezeichnet jene Seite des Stammes, von welcher die Individuen sprossen als die Ventralseite (Claus). Dass die Individuen des Stammes nach verschiedenen Richtungen orientirt erscheinen, resultirt aus einer spiraligen Drehung des Stammes, durch welche z. B. an der Schwimmsäule die zweizeilige oder mehrreihige Anordnung der Schwimmglocken hervorgerufen ist. Es wurde von Claus (No. 62) hervorgehoben, dass bei den Physophoriden die spiralige Drehung der Schwimmsäule in entgegengesetztem Sinne erfolgt, wie die des unteren Stammesabschnittes.

Wie aus Fig. 28 hervorgeht, findet sich am oberen Stammesende ein Knospungspunkt für die Individuen der Schwimmsäule. Ein weiterer Knospungspunkt an der Basis der Schwimmsäule liefert im Allgemeinen die Knospen für die Individuenreihe des Stammes. Es werden demnach jene Individuengruppen, welche dem untersten Ende des Stammes zunächst liegen, die ältesten sein. Bei fast allen Calycophoriden und einigen Physophoriden (Apolemia) sind die Individuen des Stammes in bestimmten Gruppen (Cormidien) angeordnet, welche durch freie Stammesabschnitte (Internodien) von einander getrennt sind. Bei vielen anderen Formen dagegen sind die Grenzen der einzelnen Internodien bloss durch den Ansatz der Magenschläuche mit ihren zugehörigen Fangfäden gekennzeichnet (Fig. 29 *A*, *B*, *C*, *D*), während die dazwischen gelegenen Stammesabschnitte mit Individuengruppen (aus Deckstücken, Tastern und Genitalglocken bestehend) besetzt sind. (An der beistehenden Fig. 29 sind der Einfachheit halber statt dieser Individuengruppen bloss die zugehörigen Taster eingezeichnet). Hier gilt das Gesetz des von oben nach unten gleichmässig fortschreitenden Wachsthums der Stammesindividuen nur für die Magenschläuche (*A*, *B*, *C*, *D*), während jedes Internodium eine eigene Wachsthumszone für die ihm zukommenden Individuengruppen (*a*, *b*, *c*, *d*) darstellt, für welche wieder das oberste Ende jedes Internodiums als Knospungspunkt zu betrachten ist, so dass auch in der Reihe der Individuengruppen jedes einzelnen Internodiums die unterste (*a*) die älteste ist. Jedes Stammesinternodium wird durch diese Individuengruppen

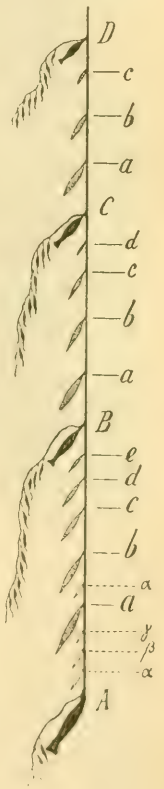


Fig. 29. Schema des Chun'schen Knospungsgesetzes der Individuengruppen am Stamm von Halistemma. Statt der einzelnen Individuengruppen sind nur die entsprechenden Taster gezeichnet.

in Internodien zweiter Ordnung (*Aa*, *ab*, *bc*, *cd* . . .) zertheilt und jedes solche Internodium zweiter Ordnung kann bei weiterem Stammeswachs-

thum zu einer Wachsthumszone für eine Reihe neuer Individuengruppen (α, β, γ) werden (Chun No. 57).

Für die übrigen Gruppen sind die Gesetze der Knospung im Detail noch wenig bekannt geworden. Bei den Velelliden erfolgt die Entstehung der Individuen in concentrisch angeordneten Kreisen.

Calycophoridae. Als Typus soll hier die durch Metschnikoff (No. 13) genauer bekannt gewordene Entwicklung von Epibulia aurantiaca (Fam. d. Diphyiden) geschildert werden. Die eiförmige Planulalarve lässt eine Verdickung des Ectoderms am hintern Pole und an einer Seite (der späteren Ventralseite) erkennen. Hier bildet sich die Anlage der ersten Schwimmglocke (Fig. 30 *B*, *nc*) und des Fangfadens (Fig. 30 *B*, *t*). Die Schwimmglockenanlage entwickelt sich durch Einstülpung

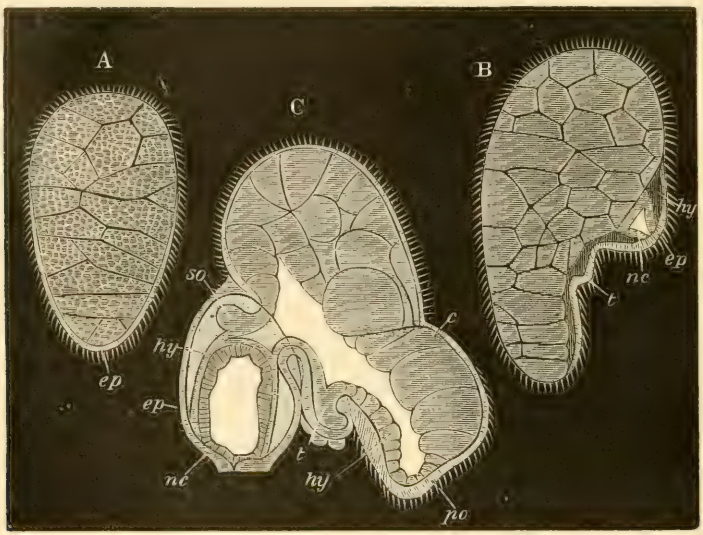


Fig. 30. Drei Larvenstadien von Epibulia aurantiaca (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch).

A Planula, *B* sechs Tage altes Stadium mit Schwimmglocken- (*nc*) und Tentakelanlage (*t*). *C* Etwas älteres Stadium mit Gastralhöhle. *nc* Schwimmglocken-, *t* Tentakelanlage, *po* Magenschlauch, *c* Saftzellen, *so* Anlage des sog. Saftbehälters, *hy* Entoderm, *ep* Ectoderm.

eines soliden Knospenkerns, in welchem bald die Glockenhöhle sich ausbildet; die Anlage des Fangfadens stellt in ihren Anfängen eine einfache Ausstülpung der Leibeswand dar, an welcher sich zwei Schichten betheiligen. Es ist nämlich in diesem Stadium schon zur Ausbildung einer aus kleinen Zellen bestehenden Entodermlage (Fig. 30 *B*, *hy*) längs der Ventralseite gekommen. Die nächste wichtige Veränderung besteht in dem mit dem Schwund der Saftzellen in Verbindung stehenden Auftreten der Gastrovascularhöhle (Fig. 30 *C*). Durch dasselbe wird der hintere Theil des Larvenkörpers (Fig. 30 *C*, *po*) als Anlage des ersten Magenschlauches characterisirt, während der obere dorsale Antheil sich als ein immer mehr schwindender, in den Stamm übergehender embryonaler Rest (ähnlich der Dottermasse der Agalmiden) noch längere Zeit erhält. Gleichzeitig hat die Anlage der Schwimmglocke (Fig. 30 *C*, *nc*) beträchtliche Fortschritte gemacht. Der ausgehöhlte Knospenkern ist von

einer Entodermschicht (*hy*) umhüllt, in welche ein Theil der Gastrovascularhöhle als Anlage der Glockengefässe sich fortsetzt. Ein weiterer Entodermfortsatz wird zu dem sog. Saftbehälter (Fig. 30 *C*, *so*). Zwischen Entoderm und dem äusseren Ectoderm ist Gallertmasse zur Abscheidung gekommen. Im Allgemeinen verhält sich die Entwicklung der Schwimmglocke völlig wie die oben (pag. 22) geschilderte Knospung einer Hydroidmeduse. An der Anlage des Fangfadens (*t*) kann man die einzelnen Nesselknöpfe als secundäre Ausstülpungen angelegt sehen (Fig. 30 *C*).

Die weiteren Veränderungen (Fig. 31) bestehen in einer beträchtlichen Vergrösserung der ersten Schwimmglocke, welche nun nach der Reduction der Saftzellen das umfangreichste Gebilde der jungen Colonie darstellt. Nun gewinnt der Magenschlauch (*po*) seine definitive Bildung, indem an seinem distalen Ende die Mundöffnung zum Durchbruch kommt, während auch der hier persistirende (nicht larvale) Fangfaden (*t*) zur vollständigen Entfaltung kommt. Von Interesse ist das Auftreten neuer Knospen am Stammrudiment, zunächst der eines Deckstückes (Fig. 31 *hph*), mit dessen Entwicklung die erste Individuengruppe (Cormidium) des später gestreckten Stammes — aus einem Magenschlauch, Fangfaden und Deckschuppe bestehend — welche später zur Eudoxie sich ausbildet, angelegt erscheint. Gleichzeitig sehen wir zwei kleinere Knospen entstehen, von denen die eine als die der zweiten Schwimmglocke (Fig. 31 *nc*) angesprochen werden muss, während aus der anderen die Elemente der zweiten Individuengruppe des Stammes hervorsprossen. —

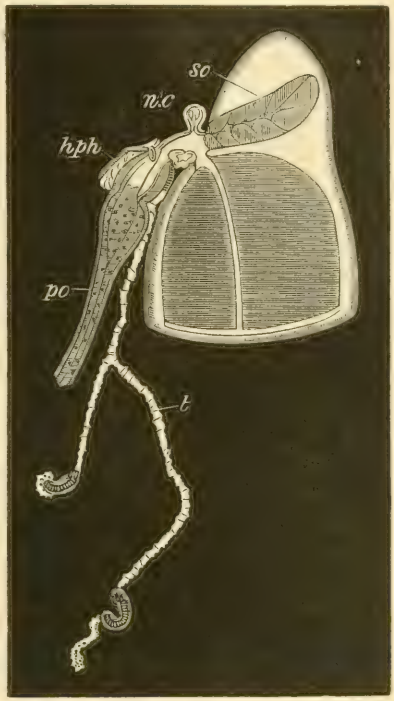


Fig. 31. Aelteres Larvenstadium von Epibulia aurantiaca (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch).

so Saftbehälter, *nc* zweite Schwimmglockenknospe, *hph* Deckstück, *po* Magenschlauch, *t* Tentakel.

Durch das Stadium der Fig. 30*B*, welches in Fig. 30*C* und Fig. 31 seine weitere Ausbildung erfährt, ist ein für die Calycophoriden ungemein characteristisches Larvenstadium gegeben, welches von Haeckel als Calyconula bezeichnet wurde und im Wesentlichen das Siphonulastadium der Calycophoriden repräsentirt. Haeckel (No. 70) betrachtet dieses Stadium als ein Individuum zweiten Grades (Person) und erkennt in seinen Bestandtheilen die zusammengehörigen Organe einer Anthomeduse, welche hier eine merkwürdige Dislocation aufweisen. Denn, wenn die Schwimmglocke dem Glockenschirm, der Magenschlauch dem Manubrium der Meduse entspricht, so erkennt man, dass hier der Magenschlauch an der exumbralen Seite der Medusenglocke aufsitzt. Haeckel erklärt diese Dislocation aus der Annahme einer bei den Ahnenformen vorhandenen ventralen Schirmspalte, durch welche ein allmähliches Herauswandern des Manubriums er-

möglicht worden sei. Ausserdem ist der einzige vorhandene Randtentakel der Meduse vom Rand der Schwimmglocke an die Basis des Magenschlauchs gerückt.

Die Annahme, dass die so characterisirte Siphonula thatsächlich einer Ahnenform entspricht, gewinnt eine scheinbare Stütze an dem Umstande, dass sich derselbe Formentypus an den Individuengruppen des Stammes (Cormidien) wiederfindet. Die Individuen des Stammes sitzen nämlich bei den Calycophoriden in Gruppen vereinigt und durch Abstände des Stammes (Internodien) getrennt. Sie knospen in der Weise, dass die am untersten Ende des Stammes befindliche Individuengruppe (Cormidium) die älteste ist. In manchen Fällen (Polyphyidae, Desmophyidae, Praya, Galeolaria etc.) blieben die Individuengruppen, auch wenn sie Geschlechtsproducte erzeugen, mit dem Gesammtcormus vereinigt. Bei den meisten Diphyiden hingegen lösen sich die ältesten Cormidien, noch bevor sie zur Geschlechtsreife gelangen, vom Mutterstocke los und führen als Eudoxien oder Ersaeen ein selbstständiges Leben. Es ist somit hier eine Art Generationswechsel gegeben, indem der Mutterstock nicht selbst Geschlechtsproducte erzeugt, sondern in Theilstöckchen zerfällt, welche erst im weiteren Verlaufe zur Geschlechtsreife gelangen. Eine solche sich loslösende Eudoxiengruppe (so hat man die Cormidie meist bezeichnet) besteht aus einem Magenschlauch mit Fangfaden, einem Deckstück und einer Genitalglocke, welche in ihrem Manubrium die Geschlechtsproducte zur Ausbildung bringt, und gleichzeitig durch die rhythmischen Contractionen ihres Schwimmsackes die Locomotion der losgelösten Eudoxie bewirkt. Haeckel fasst nun das Deckstück, den Magenschlauch und den Fangfaden als die zusammengehörigen Theile einer sterilen Person auf, an welcher das bilateral-symmetrische Deckstück den Medusenschirm repräsentiren würde. Das Eudoxien-Cormidium würde demnach im einfachsten Falle aus zwei Personen zusammengesetzt sein: einer sterilen und einer fertilen (der Gonophore oder Genitalglocke). Man beachte, dass die beiden genannten Personen zwei wesentlich heteromorphe Medusen desselben Cormus repräsentiren würden. Während die sterile Person bilateral-symmetrischen Bau und die obenerwähnte Dislocation der Theile aufweist, ist an der fertilen Person nichts davon zu erkennen. Der Bau ist hier der einer gewöhnlichen vierstrahlig-radiären Anthomeduse, und das Manubrium hat seinen gewöhnlichen Platz beibehalten.

Leuckart und Gegenbaur haben an verschiedenen Eudoxien den Nachweis erbracht, dass die Gonophore, nach Entleerung ihrer Geschlechtsproducte, durch eine neue heranwachsende Genitalglocke ersetzt wird und Chun konnte es wahrscheinlich machen, dass bei allen Eudoxien ein ganz regelmässiger Ersatz der Genitalglocken durch neu nachrückende Knospen stattfindet, so dass jeder Eudoxie eine ganze Anzahl nach einander zur Entwicklung gelangender Genitalglocken zukommt. Denken wir uns nun, dass die erstgebildete dieser Genitalglocken steril bleibt, um bloss als Locomotionsorgan zu wirken, so werden wir zur Gestaltung der Ersaeen (im Sinne Haeckels) hinübergeführt. Als Ersaeen bezeichnet man die Cormidien, welche am Stamme von Lilyopsis und Diphyopsis sprossen, und ausser den für die Eudoxien angeführten Bestandtheilen noch eine sog. Specialschwimmglocke besitzen, so dass diese Cormidien nach der Haeckel'schen Auffassung mindestens 3 Personen umfassen: zwei sterile und eine fertile.

Einem ganz ähnlichen Ersatz durch nachrückende Knospen unterliegen auch die einzelnen Stücke der Schwimmsäule. Selbst bei den Diphyiden erhalten sich die beiden Schwimmglocken nicht zeitlebens. Schon Leuckart

hat an Epibulia das Vorhandensein von 2—3 knospenförmigen Ersatzglocken beobachtet, und Chun erbrachte den Nachweis, dass die Schwimmglocken der Diphyiden einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimmglocken von gleicher Gestalt unterliegen. Dieser Ersatz spielt auch — wie wir gleich sehen werden — in der Metamorphose der Calycophoriden eine bedeutende Rolle.

Die Metamorphose der Calycophoriden ist vor Allem durch die Untersuchungen von Chun (No. 54) bekannt geworden. Dieselben beziehen sich vorwiegend auf die Entwicklung der Monophyidae d. h. jener Formen, die durch den Besitz einer einzigen Glocke der Schwimmsäule sich auszeichnen. An einer kleinen, von Chun als Muggiaea Kochii bezeichneten und durch ihre hohe, fünfkantige Schwimmglocke characterisirten Monophyide konnte Chun den Nachweis erbringen, dass die aus dem Eie entstehenden Larven zunächst eine ganz anders gestaltete mützenförmige Schwimmglocke besitzen. Diese als Monophyes primordialis bezeichneten Larven gehen unter Abstossung dieser primären, provisorischen Schwimmglocke und Ersatz derselben durch die definitive, heteromorphe in die Muggiaea-Form über, von deren Stamm sich die zur Geschlechtsreife gelangenden Individuengruppen als Eudoxia Eschscholtzii loslösen.

Da es neuerdings Chun (No. 57) gelungen ist, auch bei Polyphyiden das Vorhandensein dieser primären, andersgestalteten, hinfälligen Schwimmglocke nachzuweisen, so kann es als wahrscheinlich gelten, dass eine solche den Larvenstadien sämmtlicher Calycophoriden zukommt. Nach Chun's Auffassung, der sich Haeckel angeschlossen hat, würde bei den Physophoriden die Anlage der Pneumatophore jener hinfälligen, primären Schwimmglocke der Calycophoriden homolog sein.

Allgemeines. Hinsichtlich der Ableitung der Siphonophoren stehen sich in neuerer Zeit zwei Ansichten bisher unvermittelt gegenüber, welchen beiden die Auffassung der Siphonophore als eines durch Knospung entstandenen, polymorphen Thierstockes zu Grunde liegt. Aber während die einen Autoren als Ausgangspunkt dieses Stockes ein flottirendes Hydroidenpolypenstöckchen annehmen (Leuckart, Claus, Chun), dem bereits die Fähigkeit zukam, Medusen zu produciren (Hydroidtheorie), leiten die anderen die Siphonophore von einer Meduse ab (Balfour, Haeckel), welche durch Knospung an ihrem Magenstiel (Sarsia oder Hybocoodon ähnlich) neue Medusen zu produciren im Stande war (Medusentheorie). Die ersteren Autoren haben demnach zwei Grundformen, von denen sie die vielgestaltigen Theile des Siphonophorenleibes herzuleiten im Stande sind. Sie können einzelne Theile (Magenschläuche, Taster etc.) als umgewandelte polypoide Individuen, andere Theile (Schwimmglocken, Deckstücke, Gonophoren) als umgewandelte, z. Th. mit der Colonie vereinigt bleibende medusoide Individuen betrachten. Den Anhängern der Medusentheorie dagegen steht zur Ableitung aller der zahlreichen polymorphen Theile des Siphonophorenorganismus als Grundform nur die Hydrasmeduse zu Gebote, da durch Knospung von einer Meduse aus immer nur neue Medusen producirt werden können. Da bei dieser Auffassung die Magenschläuche den Manubrien, die Tentakeln den Randtentakeln einer Meduse gleichgesetzt werden, so sehen sich die Anhänger dieser Auffassung genöthigt, eine Stammform anzunehmen, bei welcher die Meduse einen bilateral-symmetrischen Bau aufwies, während ein einziger Tentakel an die Basis des Manubriums gerückt war und beide Theile durch eine ventrale Schirmspalte an die exumbrale Seite der Medusenglocke herausgetreten waren — also Verhältnisse wie

wir sie thatsächlich bei keiner Hydroidmeduse vorfinden. Als weitere Consequenz müssen die Vertreter der Medusentheorie die Möglichkeit einer beträchtlichen Dislocation dieser einzelnen Primär-Organe annehmen und eine weitgehende Fähigkeit der Individuen, einzelne Organe zu vervielfachen. Durch alle diese Annahmen ergeben sich gewisse Schwierigkeiten, welche bei der Hydroidentheorie nicht in Frage kommen.[1])

Selbst wenn wir die von der Medusentheorie aufgestellte und oben characterisirte Stammform der Siphonophoren, welche in der Ontogenie durch das Siphonulastadium und durch die sterile Person der Eudoxien recapitulirt ist, von bilateral-symmetrischen Anthomedusen mit nur einem Randtentakel (z. B. dem zu Corymorpha gehörigen Hybocodon) ableiten, so dürfte es doch schwer fallen, die Ursachen für das Auftreten der Schirmspalte und der geschilderten Dislocation der Organe einigermassen zu bezeichnen. Die Schwierigkeit wird durch den Umstand vermehrt, dass diese Charactere bei den Geschlechtsindividuen der Siphonophoren fehlen, so dass wir demnach der Medusentheorie zufolge genöthigt sind, an den Siphonophoren zwei stark heteromorphe Generationen zu unterscheiden: die erste aus dem Ei entstandene, nach dem Siphonula-Typus gebaute, bloss durch Knospung sich fortpflanzende, und die zweite Generation der fertilen Individuen, nicht bilateral-symmetrisch und ohne Dislocation der Primärorgane. Noch schärfer ist vielleicht der Contrast zwischen der Disconula der Velelliden, welche von Haeckel auf gewisse Trachomedusen zurückgeführt wird, und dem Bau der Chrysomitren.

Auf der anderen Seite ergiebt sich für die Hydroidentheorie die Schwierigkeit zu erklären, auf welche Weise ein festgewachsenes Hydroidenstöckchen sich loslösen und in einen frei beweglichen, pelagisch flottirenden Organismus sich umwandeln konnte. Nehmen wir jedoch an, dass ein Hydroidenstöckchen sich mit einer ausgebreiteten Basalplatte statt an einen festen Körper an der Wasseroberfläche festheftete — wie man diess gelegentlich an Scyphistomen beobachten kann — und die Fähigkeit gewann, in diesem Zustande unter günstigen Umständen weiter zu existiren, so ist durch diese Vorstellung der Uebergang von der festsitzenden zur freien Lebensweise durch ein Flottiren an der Wasseroberfläche vermittelt, eine Bewegungsform, die sich unter den Siphonophoren bei Physalia und Velella erhalten hat. Ja, wir brauchen uns bloss vorzustellen, dass der flächenhaft verbreiterte Basaltheil des Stammes, welcher die Anheftung an die Wasseroberfläche übernahm, sich kahnförmig einkrümmte und schliesslich seine mit Perisarc überkleidete Basalfläche völlig einstülpte[2]), um auf diese Weise die phylogenetische Entstehung der Pneumatophore vorstellbar zu machen und diese Vorstellung durch die Erwägung zu unterstützen, dass ein solcher Entwicklungsgang Schritt für Schritt von gewissen Vortheilen für die Gesammtcolonie begleitet sein musste. Erst nach der Entwicklung dieses hydrostatischen Apparates wäre eine Lostrennung von der Wasseroberfläche und ein Hinabsteigen in grössere Tiefen ermöglicht gewesen. Die Pneumatophore wäre demnach jenes erste und ursprünglichste Organ, durch dessen Entwicklung die characteristischen Eigenthümlichkeiten des Siphonophoren-Organismus

---

[1]) Es muss hervorgehoben werden, dass neuerdings Hatschek (Lehrbuch der Zoologie) in die Haeckel'sche Medusomtheorie Modificationen eingeführt hat, durch welche ein Theil dieser Schwierigkeiten beseitigt erscheint.

[2]) An den Planulae verschiedener Cnidaria wurde thatsächlich beobachtet, dass die drüsig veränderte spätere Anheftungsstelle sich mehr oder weniger einstülpt, so bei Scyphomedusen und bei Eutima (Brooks).

begründet wurden. Wir könnten durch solche Ueberlegung vielleicht dazu geleitet werden, in jenen Formen mit erhaltenem apicalen Stigma (Rhizophysen, Physalien) die ursprünglichsten der jetzt existirenden Siphonophoren zu erkennen.

Wir treten durch die soeben angeregte Hypothese über die Herleitung der Pneumatophore in einen Gegensatz zu der von den meisten Forschern getheilten Auffassung derselben als modificirte Medusenglocke (vgl. pag. 43). Diese letztere gründet sich theils auf den Bau der ausgebildeten Pneumatophore, theils auf die Entwicklung derselben. Wenn nun auch die durch Septen getrennten Räume des Gastrovascularsystems in der Umgebung der Pneumatophore zum Vergleich mit den Radiärcanälen einer Meduse herausfordern und die knospenförmige Anlage der Pneumatophore einer Medusenknospe — wie durch Metschnikoff hervorgehoben wurde (pag. 36) — ungemein ähnlich ist, so scheinen diese Uebereinstimmungen für uns noch nicht Beweise von zwingender Natur darzustellen, umsomehr als der Uebergang von einer Meduse in ein hydrostatisches Organ einen etwas schwer zu verstehenden Functionswechsel in sich schliesst. Nach unserer oben angedeuteten Vorstellungsweise dagegen würde sich die apicale, in das oberste Stammesende eingesenkte Lage der Pneumatophore und ihr frühzeitiges Auftreten in der Ontogenie mancher Formen auf das ungezwungenste erklären.

Nach unserer Auffassung wäre die Pneumatophore das ursprünglichste Locomotionsorgan der Siphonophoren, zu dem erst secundär eine Schwimmsäule hinzugetreten wäre. Es würden demnach die Physophoridae die ursprünglicheren und die Calycophoridae abgeleitete, durch Verlust der Pneumatophore und theilweiser höherer Differenzirung der Schwimmglocken einseitig entwickelte Formen darstellen. Unter den Physonectae (Haeckel) würden vielleicht die Apolemiaden, deren Schwimmsäule noch mit andersgestalteten Individuen untermischt ist, den ursprünglichsten Zweig repräsentiren. Gegen die genannte Auffassung spricht allerdings, dass die Calycophoriden histologisch die einfachsten Verhältnisse aufweisen (Korotneff); aber dieselben könnten auch secundär vereinfacht sein.

Wenn wir uns durch die obigen Auseinandersetzungen der durch Leuckart begründeten Hydroidtheorie anschliessen, so sei damit zum Ausdruck gebracht, dass nach unserer Ansicht durch diese Theorie sich die gegebenen Thatsachen am ungezwungensten erklären lassen. Immerhin können wir bisher auch ihr nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit zuerkennen.

II. Anthozoa.

Alcyonaria. Die bei den Anthozoen dem Entoderm (Hertwig No. 9) entstammenden Geschlechtsproducte durchlaufen ihren Reifungsprocess in Geschlechtsorganen, welche den Mesenterialsepten angehören. Hier werden auch in den meisten Fällen die Eier befruchtet und vollziehen sich häufig die ersten Stadien der Entwicklung: die Furchung und die Ausbildung eines aus zwei Keimblättern bestehenden rundlichen Embryos, welcher später in den Gastralraum des Mutterthieres gelangt und meist in dem Stadium der bewimperten Planula aus demselben durch die Mundöffnung ausgeworfen wird. Während demnach viele Alcyonaria vivipar sind, wurden auch Fälle beobachtet, in denen die Eier unbefruchtet oder gleich nach erfolgter Befruchtung theils einzeln, theils durch Schleimmassen zu grösseren Klumpen vereinigt aus der

Mundöffnung des Mutterthieres ausgestossen werden (Alcyonium, Renilla, Clavularia crassa). —

Die erste Entwicklung der Alcyonaria ist hauptsächlich durch Lacaze-Duthiers (No. 88, Corallium), Kowalevsky (No. 10, Alcyonium, Gorgonia), v. Koch (No. 87, Gorgonia), E. B. Wilson (No. 98, Renilla) und Kowalevsky und Marion (No. 82, Clavularia und Sympodium) bekannt geworden.

Das reife Ei der Alcyonaria erweist sich meist ziemlich reich an Nahrungsdotterkörnchen, welche, mit Fetttröpfchen gemischt, vorwiegend in den inneren Parthieen angesammelt erscheinen, so dass es in einzelnen Fällen zu einer deutlichen Scheidung eines feinkörnigen Ectoplasmas und eines nahrungsdotterreichen Endoplasmas kommt. Die Furchung ist für die bisher beobachteten Fälle ziemlich verschieden beschrieben worden, ja sie weist bei Renilla bemerkenswerthe individuelle Variationen auf. Im Allgemeinen folgt sie dem totalen und äqualen Typus und führt zur Ausbildung eines soliden, aus mehr oder weniger gleich grossen Zellen bestehenden sog. Morulastadiums, welches schon frühzeitig eine Differenz zwischen den mehr feinkörnigen Zellen der oberflächlichen Schicht und den grobgranulirten Zellen der inneren Masse erkennen lässt. Eine interessante Modification des Furchungsvorganges findet sich häufig bei Renilla und constant bei Clavularia crassa. Hier erfolgt zunächst eine Vermehrung der Furchungskerne, welcher nur eine Einkerbung der Oberfläche, aber nicht eine Durchfurchung des Eies entspricht, die erst nach der Entstehung von 16 Furchungskernen zur Bildung ebensovieler getrennter Blastomeren führt. Wir sehen, dass wir es hier mit einer Variante zu thun haben, welche einen Uebergang zu dem bei Arthropoden verbreiteten Typus der superficiellen Furchung darstellt.

Im Allgemeinen sind die Furchungsstadien der Alcyonaria durch den Mangel der Furchungshöhle characterisirt. Eine Ausnahme stellt Monoxenia dar. Hier kommt es nach Haeckel (No. 78) unter einer sehr regelmässig ablaufenden Furchung zur Ausbildung eines typischen Coeloblastulastadiums und einer Gastrula invaginata.

Frühzeitig lässt sich an der Morula eine Differenz zwischen einer oberflächlichen Zellschicht (Ectoderm) und einer inneren Zellmasse (Entoderm) erkennen (Fig. 32 *A*). Diese Differenz wird in späteren Stadien (Fig. 32 *B*, *C*) noch deutlicher. Die Ectodermzellen werden durch fortgesetzte Theilung zu prismatischen Elementen umgewandelt, welche ein Cylinderepithel zusammensetzen (Fig. 32 *C*). Von den inneren Zellen ordnen sich die dem Ectoderm zunächst anliegenden ebenfalls zu einer Epithellage (dem definitiven Entoderm) an (Fig. 32 *C*, *en*), während die im Centrum gelegenen Elemente einem Rückbildungsprocess anheimfallen. Die Zellgrenzen werden hier undeutlich, es treten vocuolenartige Räume auf, welche bald zu einem gemeinsamen inneren Hohlraum (der Anlage der Gastralhöhle, *h*) zusammenfliessen, und schliesslich wird diese ganze Zellmasse unter fettiger Degeneration zu einer Art Detritus (*d*) umgewandelt, welcher allmählich resorbirt wird. Gleichzeitig kommt zwischen der Zellschicht des Ectoderms und des definitiven Entoderms eine feine, structurlose, hyaline Lamelle (die Stützmembran) zur Abscheidung.

Während diese inneren Umwandlungen vor sich gehen, streckt sich der Körper und nimmt allmählich ovoide oder bei fortschreitendem Längenwachsthum wurmförmige Gestalt an, seine Oberfläche bedeckt sich mit dichtgestellten Wimpern, und so kommt es zur Ausbildung des schwärmenden Planulastadiums (Fig. 32 *D*). An diesem können

wir ein bei der Bewegung nach vorne gerichtetes, meist etwas verbreitertes (aborales) Ende und einen hinteren, mehr zugespitzten (oralen) Pol unterscheiden. Nach Ablauf des Schwärmerstadiums heftet sich die Larve mit dem verbreiterten Vorderende an einer passenden Unterlage fest. Durch allmähliche Verkürzung in der Richtung der Längsaxe geht die Larve hiebei aus der langgestreckten in eine flache Kuchenform über (Fig. 33).

Ungefähr gleichzeitig mit der Festsetzung vollzieht sich die Einstülpung des ectodermalen Schlundrohrs (*sl*) (Oesophagus) und die Ausbildung der 8 Mesenterialsepten. Das Schlundrohr entsteht im Allgemeinen als Ectodermeinstülpung (Fig. 33), deren Grund in späteren Stadien gegen die Darmhöhle durchbricht, wodurch die Schlundpforte geöffnet erscheint. Die Bildung der 8 Mesenterialsepten ist auf einen Faltungsprocess des Entoderms zurückzuführen, an welcher Faltung auch die Stützlamelle Antheil nimmt. Es scheint, dass bei den Alcyonaria stets sämmtliche 8 Mesenterialsepta gleichzeitig auftreten. Hinsichtlich der Entstehung der Muskulatur der Septen und vor Allem der Längsmuskeln stimmen die Autoren überein, dass dieselben von Epithelmuskelzellen (Myoblasten) der Entodermlamelle geliefert werden.

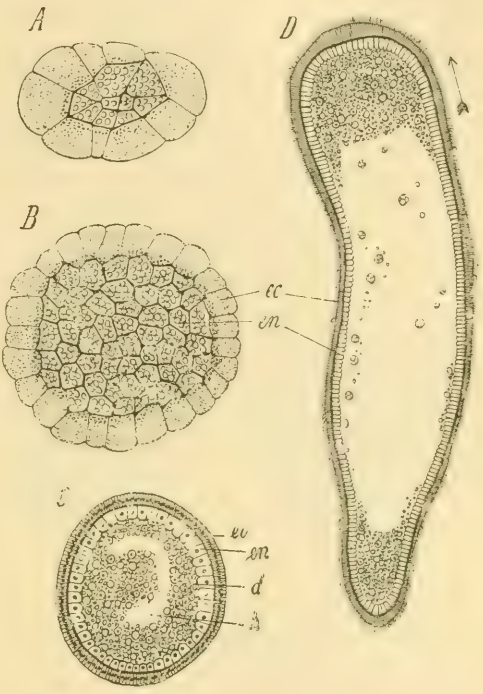


Fig. 32. Entwicklungsstadien von Sympodium coralloides (nach Kowalevsky und Marion). *A* u. *B* Furchungsstadien, *C* Embryo mit entwickeltem definitiven Entoderm *en* und innerer Detritusmasse *d*, in welcher Anfänge der Darmhöhle *h* zu erkennen sind, *D* bewimperte Planula, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Bei Renilla bildet sich das Schlundrohr in Form einer soliden Ectodermeiwucherung, in welcher ein Spaltraum auftritt, der nach aussen mündet, während die Ausbildung der Schlundpforte erst später erfolgt.

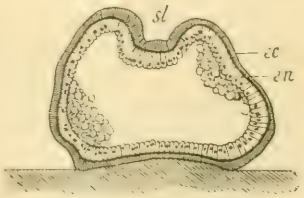


Fig. 33. Festsitzendes Stadium von Sympodium coralloides (nach Kowalevsky und Marion). *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *sl* Schlund.

Durch die Entstehung der radiären Mesenterialsepten wird der Gastralraum in eine centrale Magenhöhle und in 8 periphere Magen-

taschen zerlegt. An dem oberen Ende der letzteren erheben sich nun hohle, knospenförmige Erhebungen, in denen wir die erste Anlage der 8 (später gefiederten) Tentakel erkennen, die demnach einer einfachen Ausstülpung der Leibeswand ihre Entstehung verdanken.

Die Entwicklung der Septen, die Bildung des Schlundrohres, ja sogar die Anlage der Tentakel kann noch vor dem Festsetzen erfolgen. Im Allgemeinen jedoch geht die Festheftung der schwärmenden Larve vorher. Durch die erwähnten Entwicklungsvorgänge erscheint der typische Bau des Polypen angelegt. Während dieser Umwandlungen erfolgen wichtige Veränderungen im Bau des Ectoderms. Durch Vermehrung der Zellen wird diese Schicht in ein mehrschichtiges Epithel umgewandelt. Nun erfolgt die Ausscheidung einer hyalinen Gallertsubstanz zwischen die Zellen der tieferen Schichten, welche dadurch den Zusammenhang unter einander verlieren und immer mehr Spindel- oder Sternform annehmen (Fig. 34). Durch diesen Process gehen aus dem primären Ectoderm zwei differente Schichten hervor: eine oberflächliche, welche von nun an die Bezeichnung Ectoderm beibehält und deren Zellen den epithelialen Zusammenhang bewahrt haben, und eine untere Schicht, welche immer mehr den Character eines gallertigen Bindegewebes annimmt und welche von nun an als Mesoderm bezeichnet wird. Diese Schicht stellt demnach ein Derivat des Ectoderms dar (Kowalevsky und Marion, No. 82). In derselben kommen die ersten Kalkspicula (Scleriten) zur Abscheidung (v. Koch, No. 83 u. 85, Kowalevsky). Dieselben erscheinen als kleine, stark lichtbrechende Körperchen (*sp*) im Inneren der wanderzellenähnlichen Mesodermelemente, wo sie bald zu kleinen mit seitlichen Auswüchsen versehenen Nadeln heranwachsen. Später als diese mesodermalen Skeletbestandtheile ent-

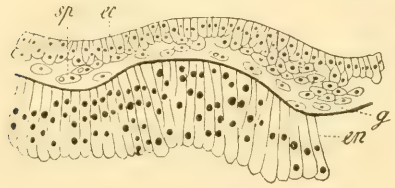


Fig. 34. Schnitt durch die Körperwand eines jungen festsitzenden Stadiums von Sympodium coralloides (nach Kowalevsky und Marion).

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *sp* erste Anlage der Kalkspicula in Zellen des sich bildenden Mesoderms.

steht bei den Gorgoniden das ectodermale Axenskelet. Dieses muss als eine cuticulare Abscheidung des Ectoderms der basalen Fussplatte aufgefasst werden (v. Koch) und stellt in seiner ersten Anlage ein dünnes, gelblich gefärbtes Häutchen dar, welches dem Gehäuse von Cornularia und Clavularia verglichen werden kann. Bald macht sich auf dieser Basalplatte ein kleines Höckerchen bemerkbar, welches zu einem aus concentrisch geschichteten Hornlamellen zusammengesetzten und zwischen die Mesenterialsepta des primären Polypen sich erstreckenden Fortsatz auswächst. Hiebei muss das Ectoderm der Fussplatte dementsprechend eingestülpt werden, und so kommt es, dass der in das Innere des Polypen aufgenommene Axenfortsatz des Ectoskelets von einer continuirlichen Ectodermlamelle (dem Axenepithel) bedeckt ist, von welcher die Weiterbildung dieses Skelettheiles erfolgt. Im weiteren Verlaufe halten bei fortschreitendem Längenwachsthum der junge Polyp und die Skeletaxe nicht dieselbe Richtung ein, wodurch die letztere an Selbstständigkeit gewinnt und sich als erste Anlage des ganzen der später durch

Knospung erzeugten Colonie zu Grunde liegenden Axenskelettes (Fig. 36 *B*) darstellt (v. Koch, No. 87) [1]).

Zum Verständniss der phylogenetischen Entwicklung dieser Axenskelette der Gorgoniden hat v. Koch (No. 85) die interessanten Befunde an Gerardia (Antipatharia, Hexacorallia) zum Vergleiche herangezogen. Diese Gerardiacolonieen bilden flache, hautähnliche Ueberzüge über fremde Gegenstände und wählen hiebei gerne die Axenskelette abgestorbener Gorgoniden zur Unterlage. Von dem Ectoderm der unteren Fläche dieser Colonieen wird nun eine Hornlamelle abgeschieden, welche die Unterlage überkleidet. Die Lamelle umgiebt wie eine Hülle die in ihrem Inneren befindliche Gorgonidenaxe. Wenn nun die Gerardiacolonie durch Wachsthum eine Ausdehnung annimmt, welche über die Grenzen der vorhandenen Unterlage hinausstrebt, so werden mit jungen Polypen besetzte Wucherungen gebildet, in welche ein horniger Skeletfortsatz sich hineinerstreckt, der von der gemeinsamen Basallamelle ausgeht, aber in seinem Inneren keinen Fremdkörper mehr einschliesst. Man sieht, dass hier der erste Anfang eines selbstständigen freien Axen-

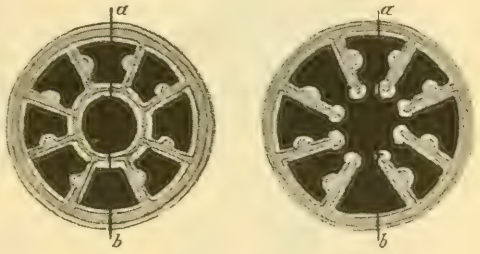


Fig. 35. Zwei Querschnitte durch einen Polypen des Alcyonariatypus (Schema nach v. Koch aus Lang's Lehrbuch) links in der Höhe des Schlundes, rechts in der Höhe der Gastralhöhle, *ab* Symmetrieebene. Die ventrale Seite ist nach oben gerichtet.

skelettes gegeben ist, während aus der basalen Lamelle die bei den höherstehenden Formen sehr reducirte, auf einer fremden Unterlage befestigte Basalplatte des Skelettes hervorgeht.

Die Polypen der Alcyonaria weisen einen typischen bilateral-symmetrischen Bau auf, welcher sich zunächst in der Stellung der Längsmuskel an den Mesenterialsepten zu erkennen giebt. Hier fällt die Symmetrieebene (Fig. 35 *a b*) durch zwei unpaare Kammern (Magentaschen), welche sich von einander dadurch unterscheiden, dass die beiden Septen, welche die ventrale Kammer abgrenzen, an den einander zugewandten Seiten die Muskelwülste aufweisen, während diess Verhältniss in der dorsalen Kammer umgekehrt ist. An den übrigen Septen, ja an sämmtlichen Septen, sind die Längsmuskelwülste so geordnet, dass sie der Ventralseite des Polypen zugewandt sind, während die der Längsmuskelzüge entbehrende Fläche der Septen gegen die Dorsalseite hin sieht. Die bilaterale Symmetrie ist auch an dem Vorhandensein einer ventralen Wimperrinne des seitlich compressen Schlundrohres (Siphonoglyphe, Hickson) und vor Allem in dem Verhalten der Mesenterialfilamente zu erkennen. Von diesen ist das dem dorsalen Septenpaar zukommende dem Bau, der Function und der Entwicklung nach von den übrigen unterschieden. Die Filamente des dorsalen Septenpaares weisen ein aus hohen Zellen bestehendes, mit langen Geisseln besetztes Epithelband auf

[1]) Dagegen ist neuerdings Studer (Arch. f. Naturg. 1887) für die Auffassung der Gorgonidenaxe als Mesodermwucherung eingetreten.

und erzeugen einen starken nach aufwärts gerichteten Wimperstrom, während die Filamente der sechs übrigen Septen sich durch ihren Reichthum an Drüsenzellen auszeichnen und bei der Verdauung eine wichtige Rolle spielen. Es gelang E. B. Wilson (No. 97) den Nachweis zu erbringen, dass die letzteren als einfache Wucherungen des entodermalen Epithels der Septen ihren Ursprung nehmen, wogegen die dorsalen Filamente dem Ectoderm angehören und als directe Auswüchse des Schlundrohrepithels auf den Septenrand übergehen.

Von allgemeinem Interesse ist die Beobachtung Wilson's, dass die Entwicklung dieser dorsalen Filamente in der aus dem Ei entstandenen Larve verzögert ist, während dieselben in der Knospe den übrigen Filamenten wesentlich in der Entwicklung vorauseilen. Wilson erklärt diess aus den Ernährungsverhältnissen der Knospe, welche einer mächtigen, nach aufwärts gerichteten Saftströmung zu ihrer Ausbildung bedarf.

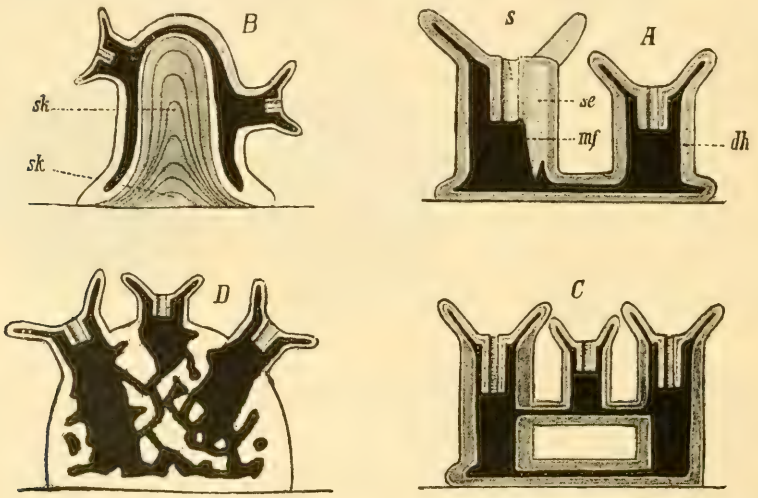


Fig. 36. Schemata der Knospung und Stockbildung bei der Alcyonaria (nach v. Koch aus Lang's Lehrbuch). *A* Bildung basaler Stolonen, *B* Typus der Gorgoniden, *C* Typus von Tubipora, *D* Typus von Alcyonium. *s* Schlund, *se* Septen, *mf* Mesenterialwülste, *dh* Gastralhöhle, *sk* schichtenweise emporwachsendes Axenskelet.

Von den Arten ungeschlechtlicher Vermehrung kommt bei den Alcyonaria hauptsächlich die Knospung in Betracht, durch welche es, da die neu entstandenen Individuen mit dem Mutterthiere vereinigt bleiben, zur Ausbildung umfangreicher Colonieen (Stöcke, Cormen) kommt. Im einfachsten Falle entsteht vom Mutterthiere aus ein seitlicher Ausläufer, der an seinem Ende zu einem Tochterindividuum auswächst. Das zwischen beiden bleibende Verbindungsstück wird als Stolo bezeichnet (Fig. 36 *A*). Diese von der Basis der Polypen ausgehenden Stolonen können Netzwerke bilden (Cornularia) oder zu einer Basalplatte verschmelzen (Rhizoxenia). Wir haben oben (pag. 49) gesehen, wie sich durch das Auftreten einer basalen Skeletplatte, auf der es zum Auswachsen einer Skeletaxe kommt, von solchen flächenhaft ausgebreiteten Colonieen die baumförmig verästelten Stöcke der Gorgonien ableiten lassen (Fig. 36 *B*). In anderen Fällen gehören die Stolonen nicht aus-

schliesslich dem Basaltheil der Polypen an, sondern entspringen in verschiedenen Horizonten. So entsteht die eigenthümliche Colonie von Tubipora (Fig. 36 *C*) durch die Ausbildung höhergelegener Stolonenplatten, von denen neue Knospen auswachsen. Bei anderen Formen kommt es durch innige Verschmelzung und unregelmässige Verzweigung der Stolonen zur Ausbildung eines die einzelnen Individuen verbindenden, von zahlreichen Nährcanälen durchzogenen Zwischengewebes (Coenenchym, Fig. 36 *D*). So kommen die hirschgeweihförmigen Colonieen von Alcyonium und durch Ausbildung eines mesodermalen Axenskelettes die schlankeren Formen, wie Corallium, Sclerogorgia, Melithaea etc. zur Ausbildung (v. Koch). —

Von besonderem Interesse ist die Entwicklung der Colonie durch Knospung bei jenen Formen, bei welchen durch die regelmässige Orientirung der Tochterindividuen zum Mutterpolypen ein gesetzmässiger, bilateral-symmetrischer Bau der Gesammtcolonie zur Entwicklung kommt (Pennatula, Renilla). Bei diesen Formen zeigt sich ein ausgeprägter Polymorphismus der Individuen, insoferne sich geschlechtsreif werdende, tentakeltragende Polypen, von sterilen, der Tentakel entbehrenden, nur 2 Septen aufweisenden Individuen, sog. Zooiden unterscheiden, welche das Einströmen des Wassers besorgen (Wilson).

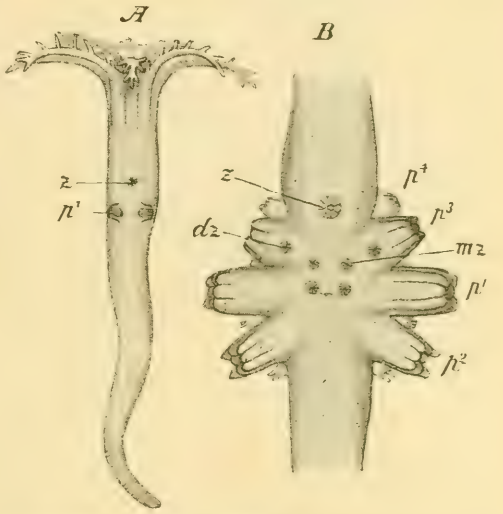


Fig. 37. Zwei Entwicklungsstadien von Renilla (nach E. B. Wilson).

A Junger Polyp mit zwei Polypenknospen p^1 und dem Terminalzooid *z*.

B Mittelstück eines etwas älteren Stadiums. p^1, p^2, p^3, p^4 Polypenknospen, *z* Terminalzooid, *mz* Marginalzooide, *dz* Dorsalzooide.

Die Entwicklung von Renilla ist durch E. B. Wilson (No. 98) bekannt geworden. Hier unterbleibt die Festsetzung, und es geht aus der Planulalarve durch Einstülpung des Schlundrohres, Ausbildung der Septen und der Tentakel eine frei bewegliche Polypenform (Fig. 37 *A*) hervor, welche wir mit Rücksicht auf die Ausbildung der Colonie als das Axenindividuum bezeichnen können. Der obere Abschnitt dieses Individuums bleibt als Terminalpolyp erhalten, während aus dem mittleren und unteren Abschnitt der Stamm der Gesammtcolonie (Rhachis) und dessen unterer freier Theil, der Stiel (Pedunculus) hervorgehen. Wir können an diesen Bezeichnungen, die den Pennatuleen entlehnt sind, auch für Renilla festhalten, da durch die Entwicklungsgeschichte eine auffallende Uebereinstimmung beider Formen festgestellt wird. Die acht Septen des Axenindividuums bilden sich im vorderen Antheil des Polypen aus und wachsen von vorne nach hinten; doch bleiben sie auch in späteren Stadien auf die vorderen Parthieen des Individuums beschränkt, während bei den meisten Alcyonaria die Septen

bis zum hinteren Körperende reichen. Dagegen entwickelt sich hier vom hinteren Körperende aus eine andere Wand, das sog. Stielseptum, als quere Einfaltung des Entoderms, durch welche der Gastralraum in eine ventrale und dorsale Hälfte getheilt wird. Das Stielseptum wächst von hinten nach vorne und, da es an seinen seitlichen Parthieen mächtiger auswächst, so nimmt sein vorderer Rand Bogenform an. Zwischen beiden Entodermblättern des Stielseptums findet sich eine später sich rück-

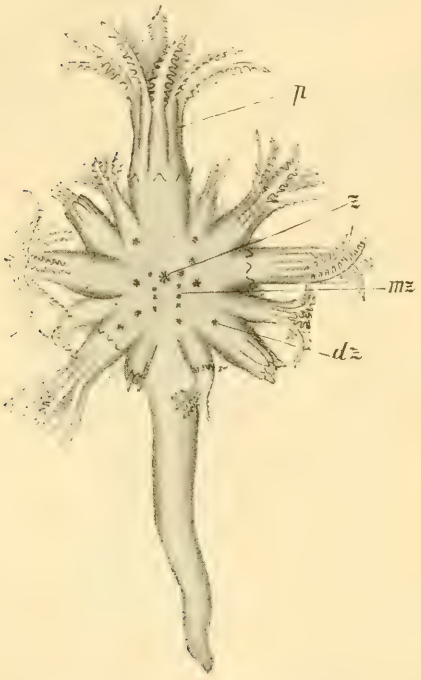


Fig. 38. Aelteres Entwicklungsstadium der Colonie von Renilla (nach E. B. Wilson).
p Terminalpolyp, *z* Terminalzooid, *mz* Marginalzooide, *dz* Dorsalzooid.

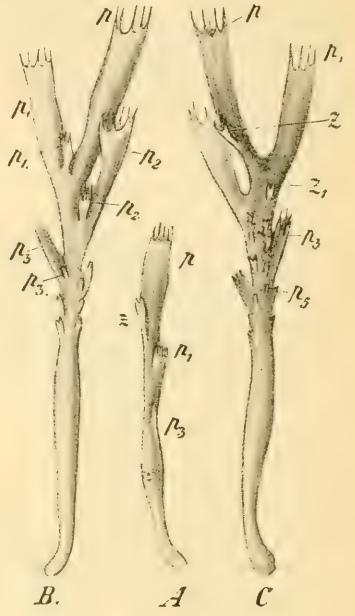


Fig. 39. Junge Colonieen von Pennatula phosphorea (nach Jungersen).
A Jüngstes Stadium von rechts gesehen.
B Aelteres Stadium von der Ventralseite.
C Dasselbe von der Dorsalseite.
p Terminalpolyp, *z* Terminalzooid, p_1, p_1. Polypen des 1. Fiederblättchens, p_2, p_2. Polypen des 2. Fiederblättchens etc.

bildende Zellmasse, welche offenbar der skeletbildenden Schicht der Pennatuleen homolog ist, aber nach Wilson dem Entoderm entstammen soll.

Frühzeitig beginnt die Knospung der Tochterindividuen, welche streng paarweise an der Dorsalseite des Axenindividuums angelegt werden (Fig. 37 *A*, p^1). Das zweite Paar von Polypenknospen entsteht dicht hinter den beiden ersten, das dritte Paar vor und etwas ventralwärts von dem ersten Paare, das vierte Paar in den Winkeln zwischen dem dritten und dem Axenpolypen (Fig. 37 *B*, p^1 p^2 p^3 p^4). Die Knospen entstehen anfangs getrennt, verwachsen jedoch später mit ihren basalen Antheilen. Bald nehmen die so entstandenen Individuen

eine radiäre Lagerung an, und da die später auftretenden Knospen alternirend und ventralwärts von den erstgebildeten sich anlegen und im weiteren Verlaufe so mächtig auswachsen, dass sie dieselben an der Peripherie überragen, so folgt daraus, dass die ältesten Individuen immer mehr an die dorsale Seite gedrängt werden (Fig. 38). Dieses Schicksal theilt auch der Terminalpolyp. Es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer scheibenförmigen Colonie, deren randständige Individuen die jüngsten sind.

Gleichzeitig mit den Geschlechtspolypen werden auch die Zooide angelegt. Schon nach dem Auftreten des ersten Polypenknospenpaares kann man ein mächtiges, als Ausströmungsöffnung fungirendes Terminalzooid (Fig. 37 *z*) erkennen, dem bald die in zwei seitliche dorsale Reihen gestellten sog. Marginalzooide (*mz*) folgen, während an der Dorsalseite jedes einzelnen Polypen Dorsalzooide (*dz*) auftreten.

So weit die Entwicklung von Pennatula bisher bekannt geworden ist, steht sie in auffälliger Uebereinstimmung mit der von Renilla. Ueber die jüngsten Stadien von Pteroides (Pennatula) griseum hat Lacaze-Duthiers (No. 90) einige Angaben gemacht. Die späteren, auf die Knospung bezüglichen Stadien wurden von Jungersen (No. 81) beschrieben. Auch hier finden wir ein der Colonie zu Grunde liegendes Axenindividuum, das noch lange Zeit als Terminalpolyp erhalten bleibt, und an dessen Seiten die paarweise auftretenden, aber alternirend gestellten Tochterindividuen knospen. Am Grunde dieser primär auftretenden Lateralpolypen und zwar entsprechend der ventralen Seite des Axenindividuums entstehen nun fortgesetzt neue Knospen, wodurch die Bildung der Fiederblätter eingeleitet erscheint, an denen demnach das die grösste Länge aufweisende, dorsale Individuum das älteste ist. An der Dorsalseite der Axe finden wir ein unpaares Terminalzooid und weitere in zwei Reihen angeordnete Zooide. Erst später kommen die der Ventralfläche zugehörigen Lateralzooide zur Entwicklung. Wahrscheinlich fungirt in den Jugendstadien das Terminalzooid als einzige Ausströmungsöffnung. In den älteren Stadien dagegen findet man am oberen Ende der Axe eine Gruppe von Scheitelzooiden, unter denen sich vermuthlich das Terminalzooid und der rückgebildete Terminalpolyp, sowie die nächststehenden Polypen befinden und welche die Function des Terminalzooids übernommen haben.

Im Stielseptum, welches auch hier den Gastralraum der Axe in einen dorsalen und ventralen Canal theilt, findet man eine von einem (nach v. Koch's Vermuthung ectodermalen) Axenepithel umgebene Kalkaxe und zwei zu den Seiten der letzteren gelegene Lateralcanäle, welche als Ernährungscanäle oder Saftcanäle dem Gastrovascularsystem angehören.

Aus der Entwicklungsgeschichte ergiebt sich, dass die älteren Autoren die Ausdrücke „ventral" und „dorsal" für die Pennatulidencolonie in entgegengesetztem Sinne verwendet haben, als diess nach der Orientirung des Axenpolypen zulässig ist (Jungersen). —

Zoantharia. In den meisten Fällen vollzieht sich die Befruchtung und Furchung innerhalb der Mesenterialsepten der Mutter, die weitere Entwicklung in dem Gastralraum derselben bis zur vollendeten Ausbildung der Planula, in welchem Stadium die Larven durch die Mundöffnung ausgeworfen werden. Dagegen werfen Cerianthus membranaceus und Actinia parasitica (= Adamsia Rondeletii) nach Kowalevsky den ungefurchten Laich aus.

Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge, deren Kenntniss wir vor Allem Kowalevsky (No. 10), Jourdan (No. 80) und H. V. Wilson (No. 99) verdanken, herrscht noch ziemliche Unsicherheit. In mehreren Fällen scheint die Furchung und Entodermbildung unter Ausbildung einer soliden Morula zu verlaufen, also in ähnlicher Weise, wie diess für die Alcyonaria geschildert wurde. Wenigstens liegt hiefür die Beobachtung Kowalevsky's an Actinia parasitica (= Adamsia Rondelitii) vor, über welche in folgender Form berichtet wird: „Die Furchung verläuft regelmässig, als Resultat derselben entsteht aber nicht eine Blastodermblase, sondern nur ein Aggregat von Zellen, das sich mit Cilien bedeckt und als Larve umherschwimmt; weiterhin bildet sich an einer Stelle eine kleine Vertiefung. Die Undurchsichtigkeit der Eier machte eine weitere Verfolgung der Entwicklung unmöglich. Verf. ist überzeugt, dass das Endoderm hier nicht durch Einstülpung gebildet werde, sondern durch Abspaltung vom Blastoderm, wie bei den Corallen." Bei Astraea fand Kowalevsky an Schnitten durch die mit Cilien bedeckten Larven die beiden aus cylindrischen Zellen zusammengesetzten Schichten des Ectoderms und Entoderms und eine sichtlich aus Zellen hervorgegangene innere Ausfüllungsmasse, die jetzt aber nur eine Zusammensetzung aus Kernen und Fettkügelchen erkennen lässt. Auch für Actinia aurantiaca und Balanophyllia regia wird ein ähnlicher Bau der Planula angegeben; doch zeigen die Beobachtungen Jourdan's, dass wir aus dem Vorhandensein einer inneren Ausfüllungsmasse der Planula durchaus nicht auf die Entstehung derselben aus einer soliden Morula zu schliessen berechtigt sind. Balfour verweist auf Beobachtungen Kleinenberg's, wonach die Furchung der Zoantharia häufig inäqual verlaufe, was auf die Bildung einer epibolischen Gastrula schliessen lasse. Es erscheint demnach die Bildung des Entoderms durch Delamination aus einer soliden Morula hier noch zweifelhaft.

Für eine Reihe anderer Fälle ist die Ausbildung einer einschichtigen, flimmernden Blastodermblase beobachtet, aus welcher durch Invagination das Gastrulastadium hervorgeht. So von Kowalevsky für eine der Actinia mesembryanthemum nahestehende essbare Actinie vom Faro (Messina). Hier schliesst sich der Blastoporus nicht vollständig, sondern er geht direct in die Schlundpforte über, während das ectodermale Schlundrohr sich bildet, indem die Ränder der Mundöffnung sich nach innen biegen. Auch bei Cerianthus wurde von Kowalevsky die Ausbildung einer Coeloblastula und Invaginationsgastrula nach totaler, inäqualer Furchung beobachtet. Wahrscheinlich gehört hieher auch Caryophyllia.

Bei Actinia equina bildet sich nach Jourdan eine typische Invaginationsgastrula, deren Gastralhöhle anfangs völlig leer und deren Zellen wenig dotterreich erscheinen. Nichtsdestoweniger erscheint der Magen der Planulalarve mit groben Dottergranulationen erfüllt. Es muss noch dahingestellt bleiben, ob dieselben durch Abscheidung oder theilweisen Zerfall von den Zellen des Entoderms geliefert werden.

Nach den Beobachtungen H. V. Wilson's an Manicina areolata bildet sich zunächst durch totale Furchung eine Coeloblastula. Es schnüren sich dann, indem sich die hohen Zellen der Keimblase quer theilen, also durch Delamination, immer mehr grobkörnige Zellen ab, welche schliesslich die Furchungshöhle vollkommen erfüllen. Während sich nun das Ectoderm gegen die innere Zellmasse etwas schärfer abgrenzt, entsteht die Oesophagus-Einstülpung. Nun bedeckt sich die Larve mit Cilien und schwimmt umher.

Aus der inneren Zellmasse geht, wie bei den Alcyonaria, das definitive Entoderm hervor, indem die dem Ectoderm anliegenden Zellen sich zu einem Epithel anordnen, während die Innenmasse schliesslich resorbirt wird.

Auf jeden Fall entsteht durch diese verschiedenartigen Processe der Entwicklung immer dieselbe, übereinstimmend gebaute Larvenform: eine zweischichtige, dicht bewimperte, ovale, birnförmige oder mehr langgestreckt wurmförmige Planula, an der man ein aus prismatischen oder säulenförmigen Zellen bestehendes Ectoderm, ein aus grösseren, cubischen Elementen zusammengesetztes Entodermepithel und eine frühzeitig zwischen beiden Schichten zur Ausscheidung kommende homogene Membran (Stützlamelle) erkennen kann. Der Innenraum dieser Larve (Gastralraum) ist meist noch von Nahrungsdottermassen erfüllt. Man erkennt an diesem schwärmenden Stadium ein breiteres, vorderes, aborales Körperende, das später zur Festsetzung dient und häufig durch einen längeren Wimperschopf ausgezeichnet ist, und ein schmäleres, hinteres Körperende, an welchem sich durch Einstülpung das Schlundrohr ausbildet, an dessen innerster Parthie durch Resorption der Zellen eine Communication mit dem Gastralraum hergestellt wird. Die weitere Entwicklung vollzieht sich vor Allem unter Ausbildung der Mesenterialsepten, der Filamente, der Tentakel und schliesslich bei den Korallen (Madreporaria) des Kalkskelettes.

Hinsichtlich der Zeitfolge in der Entwicklung der Septen huldigte man früher den von Milne Edwards und Haime ausgesprochenen und hauptsächlich von dem Verhalten der Tentakel und Kalksepten der ausgebildeten Form abgeleiteten Anschauungen, wonach zuerst 6 primäre Septen gleichzeitig zur Entwicklung kommen sollten, hierauf in den Zwischenräumen zwischen diesen 6 Septen zweiter Ordnung, dann 12 Septen dritter Ordnung, 24 Septen vierter Ordnung und so fort, indem die Septen jedes neu auftretenden Cyclus sich zwischen die früher vorhandenen einschieben sollten. Dagegen verdanken wir den Untersuchungen von Lacaze-Duthiers (No. 89) die Kenntniss, dass diese regelmässige Anordnung, welcher der Numerus 6 zu Grunde liegt, eine secundäre ist, und dass die Septen eines Cyclus zu verschiedenen Zeiten angelegt und erst später egalisirt werden. Vor Allem zeigt sich in den jüngsten Stadien eine deutlich ausgeprägte, bilateral-symmetrische Anlage und erscheinen die Stadien mit 4 und mit 8 Septen einigermassen markirt, während das dazwischenliegende Stadium mit 6 primären Septen ein sehr rasch vorübergehendes ist. Im Einzelnen haben die Angaben Lacaze-Duthiers' über die Reihenfolge in der Entwicklung der zuerst auftretenden Septenpaare nach den Vermuthungen O. und R. Hertwig's (No. 9), die durch die Beobachtungen von H. V. Wilson (No. 99) und Anderer bestätigt wurden, eine Abänderung erfahren müssen. Demnach stellt sich die Reihenfolge in der Entstehung der primären Septenpaare in folgender Weise dar. Zunächst entsteht ein Septenpaar, das zur langgestreckten Mundspalte, durch welche die Symmetrieebene gekennzeichnet erscheint, ungefähr senkrecht gestellt ist (Fig. 40 1). Diess Septenpaar bildet sich als eine längs verlaufende Falte des Entoderms, in deren Inneres sich ein Fortsatz der gallertigen Stützlamelle erstreckt. Durch die Ausbildung dieses ersten Septenpaares, das dem einen Mundwinkel mehr genähert erscheint, wird der periphere Theil der Gastralhöhle in zwei Magentaschen getrennt, von denen die eine kleiner ist, als die andere. Durch das zweite Septenpaar (Fig. 40 2) wird die grössere der beiden Magentaschen in drei Theile getheilt. Das dritte

Septenpaar entwickelt sich in der kleineren der beiden primären Magentaschen und theilt diese in ähnlicher Weise in 3 Theile, während das vierte Septenpaar in jener unpaaren Tasche sich ausbildet, welche von den Septen No. 2 eingeschlossen wird (Fig. 40, 3 u. 4). Dieses Stadium mit 4 Septenpaaren bezeichnet eine gewisse Ruhepause der Entwicklung. Bisher wurden die Septen stets paarweise angelegt und zwar in der Art, dass jedes neuauftretende Septenpaar in ein und derselben Magentasche zur Entwicklung kam. Für die nun folgenden Paare No. 5 und No. 6 stimmen die Angaben von H. V. Wilson (No. 99) und A. C. Haddon (No. 77) mit Lacaze-Duthiers dahin überein, dass dieselben in jenen Kammern ihren Ursprung nehmen, welche dem erstgebildeten Septen-

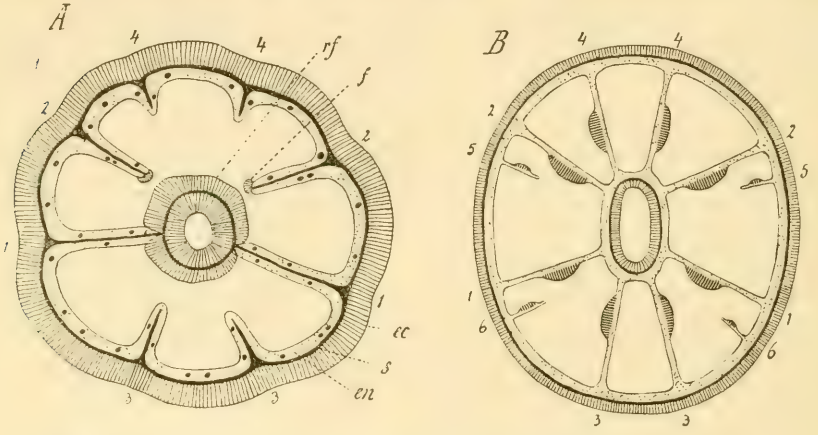


Fig. 40. Schema des Septenwachsthums bei Hexactinien.

A Stadium mit 8 primären Septen im Querschnitt, von Manicina areolata (nach H. V. Wilson). *1* ältestes Septenpaar mit dem Schlundrohr in Verbindung stehend, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *s* Stützlamelle, *f* Mesenterialfilament, *rf* nach aussen umgeschlagene Parthie des Ectoderm des Schlundrohrs.

B Stadium mit 12 primären Septen von Aulactinia stelloides (nach Mc. Murrich).

paare anliegen. Demnach würden die Septen dieser beiden Paare in vier verschiedenen Magentaschen einzeln auftreten (Fig. 40 *B*). Dagegen haben die Brüder Hertwig (No. 9) an Adamsia diaphana eine andere Art des Auftretens dieser beiden Septenpaare beobachtet, welche hier paarweise in den zwischen den Septen 1 und 2 gelegenen Kammern sich entwickeln (Fig. 41). Es scheinen demnach in der Gruppe der Hexactiniae selbst hinsichtlich der Anordnung der Längsmuskel an den 8 ersten Septen und der Ausbildung des 5. und 6. Septenpaares verschiedene Verhältnisse vorzuherrschen. Die 12 primären Septen ordnen sich nun zu 6 Paaren an, welche je ein Binnenfach umschliessen (Fig. 42). Zwei gegenüberliegende Septenpaare (Fig. 42, 3 u. 4), welche als Richtungssepten bezeichnet werden, und der Lage nach den Mundwinkeln entsprechen, tragen die longitudinalen Muskeln an den von einander abgewandten Seiten, sämmtliche übrigen Septenpaare an den zugewandten Seiten. Jene Magentasche, welche zwischen je zwei Binnenfächern gelegen ist, wird als Zwischenfach bezeichnet. Die Binnenfächer bleiben nun für die Ausbildung neuer Septen stets steril. Diese treten stets paarweise und von nun an in Cyclen, denen der Numerus 6 zu Grunde liegt, in den Zwischenfächern auf.

Das geschilderte Verhalten bezüglich des Septenwachsthums gilt für die sechszähligen Actinien und wahrscheinlich für alle sechszähligen Corallen. Dagegen giebt es unter den Actiniaria eine Anzahl Gruppen, bei denen andere Gesetze des Septenwachsthums vorherrschen, welche für die Systematik verwerthbare Charactere abgeben (R. Hertwig). Bei den Paractiniae (Sicyonis, Polyopis) finden sich, wie bei dem obengeschilderten Typus, zwei

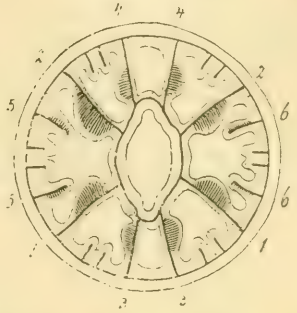


Fig. 41. Querschnitt einer jungen Adamsia diaphana (nach O. u. R. Hertwig) schematisch.

Die Septenpaare *5* und *6* sind im Entstehen begriffen.

Paare von Richtungssepten, ebenso treten die übrigen Septen paarweise auf; dagegen ist die Zahl der Septen nicht durch den Numerus 6 bestimmt. Die Edwardsien (Fig. 43 *A*) zeigen ebenso, wie die Hexactinien zwei Schlundrinnen und zwei Paare von Richtungssepten, doch kommt durch das Verhalten der Längsmuskel an den Septen ein bilateral-symmetrischer Bau gegenüber dem zweistrahlig-radiären der ausgebildeten Hexactiniae zum Aus-

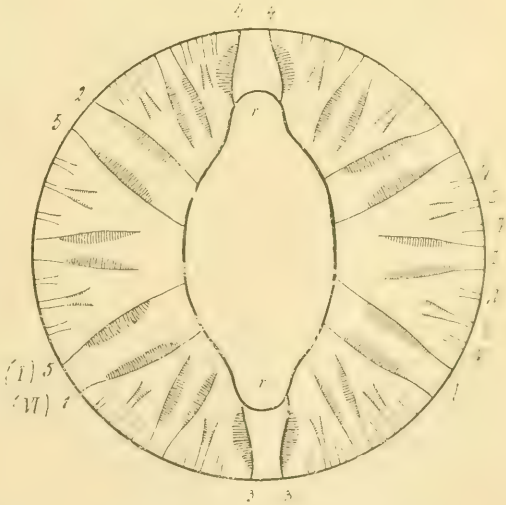


Fig. 42. Schema des weiteren Septenwachsthums bei den Hexactiniae.

Die Zahlen *1—5* linkerseits beziehen sich auf den Entwicklungstypus der Adamsia. Vgl. Fig. 41, die Zahlen *(I)* u. *(VI)* auf den Entwicklungstypus der Aulactinia. Vg. Fig. 40 *B*.

Rechts *I—IV* Septenpaare des ersten bis vierten Cyclus, *r* Schlundrinnen.

druck. Von den acht vorhandenen Septen, von denen nur die Richtungssepten paarweise Gruppirung zeigen, tragen sechs ihre longitudinalen Muskelzüge an der der Ventralseite zustehenden Fläche, während das ventrale Richtungsseptenpaar die Längsmuskelzüge an der entgegengesetzten Seite aufweist. Es verdient alle Beachtung, dass nach den übereinstimmenden Beobachtungen von A. C. Haddon (No. 77) an Halcampa und Peachia, und J. Playfair Mc Murrich (No. 91) an Aulactinia die Stellung der Längs-

muskeln an den 4 ersten Septenpaaren mit der Anordnung bei den Edwardsien übereinstimmt (vgl. Fig. 40 *B*), so dass demnach in der Ontogenie einiger Hexactiniae ein förmliches Edwardsia-Stadium durchlaufen wird. Auch bei den nun folgenden Gruppen kommt ein bilateral-symmetrischer Typus zur Ausbildung. Bei den Monauleae (Fig. 43 *B*) fehlt das dorsale Richtungsseptenpaar, während sie durch die paarige Anordnung der Septen den Hexactinien sich nähern. Auch die Zoantheae (Fig. 43 *C*) weisen eine paarige Anordnung der Septen auf, aber jedes Paar besteht aus zwei ungleichen Septen: einem kleineren, das Schlundrohr nicht erreichenden Mikroseptum und einem grösseren, an das Schlundrohr heranreichenden Makroseptum. Hiervon machen nur die beiden Richtungsseptenpaare eine Ausnahme, von denen das dorsale nur Mikrosepta, das ventrale nur Makrosepta aufweist. Die übrigen, gemischten Septenpaare sind so geordnet, dass sie in eine dorsale und ventrale Gruppe zerfallen. Bei der dorsalen Gruppe, welche stets nur aus 4 Paaren besteht, wendet jedes Paar sein Makroseptum dem dorsalen Richtungsseptenpaare zu. Die Zahl der Paare der ventralen Gruppe ist meist bedeutend grösser und wird durch Auftreten neuer Paare zunächst dem ventralen Richtungsseptenpaar (in den beiden demselben benachbarten Zwischenfächern bei *x*) vermehrt. Hier treten demnach nur zwei Zwischenfächer als Bildungsherde neuer Septenpaare auf. Jedes Paar dieser ventralen Gruppe wendet sein Makroseptum dem ventralen Richtungsseptenpaar zu. Bei den Cerianthеae (Fig. 43 *D*) endlich findet sich auch bloss eine Schlundrinne. Hier sind die zahlreichen Septen nicht zu Paaren angeordnet, zwei am Grunde der Schlundrinne sich befestigende, besonders kleine Septa (v. Heider) können als Richtungssepten bezeichnet werden. Die zu ihren Seiten gelegenen Septen sind die grössten, und von hier nehmen die Septen continuirlich gegen die Dorsalseite hin ab, so dass es wahrscheinlich ist, dass daselbst die Wachsthumszone für neuauftretende Septen gelegen ist (Hertwig). Dass mit den angeführten Typen die Zahl der Gruppen möglicherweise noch nicht abgeschlossen ist, beweist Gonactinia, welche einen an die Zoantheae sich anschliessenden eigenartigen Typus repräsentirt (Blochmann und Hilger (No. 74).

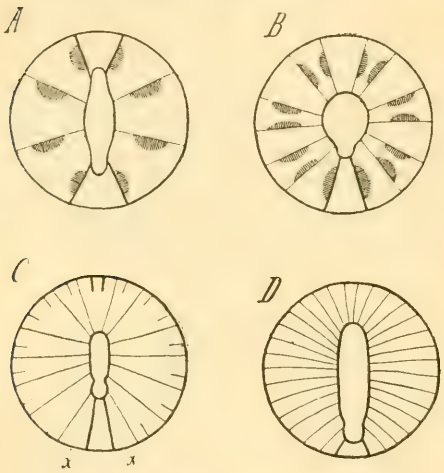


Fig. 43. Schema der Septenstellung.

A bei den Edwardsiae, *B* bei den Monauleae, *C* bei den Zoantheae, *D* bei den Cerianthеae.

Hinsichtlich der Entwicklung der Mesenterialfilamente hat H. V. Wilson (No. 99), wenigstens soweit es sich um die Filamente der 12 primären Septen handelt, den Nachweis erbracht, dass dieselben als Ausläufer des ectodermalen Epithels des Schlundrohres ihren Ursprung nehmen. Schon früher hatte v. Heider aus Gründen der histologischen Uebereinstimmung auf die ectodermale Natur der Filamente bei Cerianthus geschlossen, und E. B. Wilson vermuthet, dass wenigstens die lateralen Flimmerstreifen dem Ectoderm angehören. Auch A. Andres

glaubte sich überzeugt zu haben, dass die Filamente der sechs principalen Septen durch ein Auswachsen vom Ectoderm des Schlundrohres ihren Ursprung nehmen. Nach den Beobachtungen von H. V. Wilson an Manicina areolata wird es einigermassen wahrscheinlich, dass nicht bloss die lateralen Flimmerstreifen sondern auch der Nesseldrüsenstreif vom Ectoderm entstammen.

In Bezug auf die genaueren Vorgänge der Entwicklung unterscheiden sich die Mesenterialfilamente des ersten Septenpaares von den später auftretenden. Die Anlage des ersten Septenpaares und der ihm zukommenden Filamente vollzieht sich bei Manicina areolata zu einer Zeit, in welcher der Innenraum zwischen dem Schlundrohr und der Körperwand noch durchwegs von solider Entodermzellmasse erfüllt ist. Diese den Oesophagus rings umgebende Zellmasse wird entsprechend den beiden, sich erst später aushöhlenden, primären Magentaschen in zwei Parthieen getheilt, indem zwei Scheidewände der Stützlamelle, welche die Grundlage des ersten Septenpaares darstellen, zwischen Körperwand und Oesophagus ausgebildet werden. Diess vollzieht sich in der Weise, dass der Oesophagus sich der Körperwand bis zur Berührung nähert. Dabei verschmilzt seine Stützlamelle mit der der Körperwand. Wenn in der Folge der Oesophagus sich wieder von der Körperwand entfernt, so bleibt zwischen beiden eine Brücke der Stützlamelle erhalten. Während so die Anlage des ersten Septenpaares gebildet erscheint, geschieht die Bildung der Filamente durch einfaches Auswachsen des Ectoderms des Schlundrohres nach unten in der Richtung der beiden primären Septen. Nun werden die beiden zuerst auftretenden Magentaschen auch nach oben vollkommen ausgehöhlt. Die neuauftretenden Septenpaare entstehen jetzt als Faltenbildungen der Entodermlamelle der Körperwand, und ihr oberes Ende scheint von dem Ectoderm des Schlundrohres einigermassen abzuliegen, so dass kein directes Auswachsen desselben zur Bildung der Filamente führen kann. Um den Contact zwischen dem Ectoderm des Schlundrohres und den neugebildeten Septen herzustellen, muss das erstere an der Schlundpforte sich nach aussen umschlagen und an der Aussenfläche des Schlundrohres emporwachsen, bis es den obersten Theil der neugebildeten Septen erreicht, auf die es nun zur Bildung der Filamente übertritt. Diesen umgeschlagenen Theil des Ectoderms sieht man auf Fig. 40 *A*, *rf*. H. V. Wilson vermuthet, dass nach diesem letzteren Typus die Mesenterialfilamente sämmtlicher später auftretenden Septen gebildet werden.

Im Allgemeinen vollzieht sich die Ausbildung der Mesenterialfilamente in der gleichen Reihenfolge, wie die der Septen, so dass die ältesten Septenpaare die entwickeltsten Mesenterialfilamente tragen.

Die Tentakel entstehen als einfache Ausstülpungen der Leibeswand über den einzelnen Magentaschen. Die Reihenfolge ihrer Entstehung ist vorwiegend für Actinia mesembryanthemum durch Lacaze-Duthiers (No. 89) bekannt geworden. Dieselbe steht für die ersten Stadien mit der Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Mesenterien und der dadurch bedingten Kammerbildung in innigem Zusammenhange. Dabei verdient die Thatsache besonders hervorgehoben zu werden, dass jener Tentakel, welcher über der grösseren der beiden zuerst gebildeten Magentaschen entsteht, in der Entwicklung den übrigen bedeutend vorauseilt, so dass noch lange in dem Vorhandensein dieses einen grösseren Tentakels die bilaterale Symmetrie der Larve äusserlich gekennzeichnet ist (Fig. 44 *A*).

Haacke (No. 76) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei festsitzenden, stockbildenden Formen ähnlich wie bei den Blüthen mancher Phanerogamen

die bilateral-symmetrische Grundform durch die Lagebeziehung der Seitenknospe zum Mutterthier resp. zur Axe der ganzen Colonie sich herausbilden kann, indem die der Axe genäherten Theile der Knospe eine andere Entwicklung einschlagen, als die von der Axe entfernten. Schon Moseley hat darauf hingewiesen, dass bei Saccophyton und Heliopora die Polypen stets ihre Dorsalseite der Axe zugewandt haben. Wir können aus solchen Beobachtungen schliessen, dass in der Stockbildung die Ursache für die bilateral-symmetrische Ausbildung der Anthozoen gegeben ist. Die solitären Formen (Actinien) würden dann von coloniebildenden abzuleiten sein. Schliesslich können wir annehmen, dass der anfangs nur bei der Knospung sich ausbildende bilateral-symmetrische Typus sich so weit befestigte, dass er auch bei der Entwicklung der ersten Stadien aus dem Ei zum Ausdrucke kam. (Vgl. oben pag. 28.)

Nach der Ausbildung der ersten zwölf Tentakel tritt eine Umordnung nach dem Numerus 6 ein, so dass zwei Cyclen von je 6 Tentakel zur

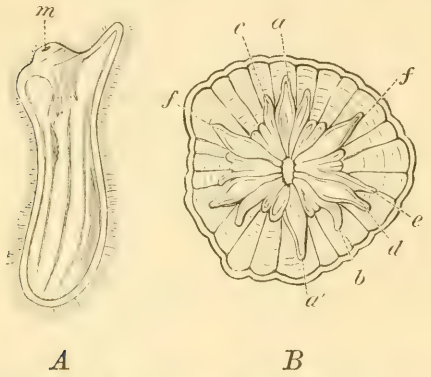


Fig. 44. Zwei Larven von Actinia mesembryanthemum (nach Lacaze-Duthiers aus Balfour's Handbuch).

A Bilaterales bewimpertes Stadium mit einer grösseren und mehreren kleineren Tentakelknospen, *m* Mund.

B Ansicht eines älteren Stadiums von oben. Um den Mund stehen 24 Tentakel. Die Reihenfolge für die Entstehung der 12 primären Tentakel ist $a^1 a b c d f e$.

Ausbildung kommen. Die grösseren des ersten Cyclus entsprechen den 6 primären Binnenfächern, während die kleineren des zweiten Cyclus alternirend gestellt erscheinen. 6 grössere Tentakel des ersten Cyclus wechseln mit 6 kleineren des zweiten Cyclus regelmässig ab. Das Auftreten neuer Tentakel erfolgt nun nicht durch Einschieben je eines in die 12 Zwischenräume zwischen die Elemente des ersten und zweiten Cyclus, sondern durch das Auftreten von 6 Paaren, welche nur jeden zweiten dieser Zwischenräume einnehmen, wie diess in Fig. 44 *B* zur Darstellung kommt. Wir sehen hier, dass nun in den Zwischenräumen zwischen je 2 Tentakeln des ersten Kreises 3 Tentakel liegen, ein dem zweiten Cyclus angehöriger und 2 neuentstandene — doch in der Weise angeordnet, dass der mittlere von diesen dreien überall dem Kreis jüngster Genese angehört. Dieser wächst nun bedeutend heran und überholt die Elemente des früheren zweiten Cyclus, welche auf diese Weise um ihren Rang kommen und in den dritten Cyclus eingereiht werden. In späteren Stadien wechseln thatsächlich der Grösse nach alternirende Cyclen (6 Tentakel des ersten, 6 Tentakel des zweiten und 12 Tentakel des dritten Cyclus) regelmässig mit einander ab; es muss aber wohl beachtet werden, dass der jetzige dritte Cyclus nicht gleichartige Elemente enthält, sondern 6 Tentakel jüngster Bildung und 6, welche früher dem zweiten Cyclus angehört haben. Es hat also eine Umordnung stattgefunden. Auf gleiche Weise steigert sich die Zahl der Tentakel von 24 auf 48 und 96 durch Auftreten neuer Tentakelpaare, wobei die Hälfte der Zwischenräume leer gelassen wird. Durch Umordnung kommt es dann zur Ausbildung eines

vierten Cyclus von 24 und eines fünften Cyclus von 48 Tentakeln, die aber, wie früher der 3. Cyclus aus Elementen heterogenen Ursprungs bestehen.

Gewöhnlich findet in jenem Stadium, in welchem die Zahl der Tentakel von 12 auf 24 vermehrt wird, die Festsetzung der bisher freischwimmenden bewimperten Larve statt.

Es ist zu erwarten, dass bei jenen Formen, welche ein eigenartiges Gesetz des Septenwachsthums aufweisen, auch die Reihenfolge des Auftretens der Tentakel dementsprechend modificirt ist. Bei einer von Sars und A. Agassiz (No. 72) als Arachnactis bezeichneten Larve finden wir Verhältnisse der Organisation, durch welche dieselbe sich, wie neuerdings von C. Vogt (No. 96) hervorgehoben wurde, an die Cerianthea anschliesst. Auch die Entwicklung der Tentakel erinnert an die durch Haime bekannt gewordene Entwicklung der Cerianthus-Larve. Bei Arachnactis wachsen die

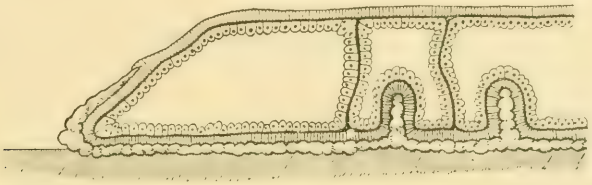


Fig. 45. Entwicklung des Kalksceletts von Astroides calycularis (nach v. Koch). Schematisch. Der Schnitt ist senkrecht auf die Fussscheibe in der Richtung einer Secante geführt.

An der Basis die Anlage der Fussplatte, links der Epithek, zur rechten Seite zwei von unten emporwachsende Sternleisten mit zwei Mesenterialsepten alternirend.

Tentakel nicht in Cyclen zwischen den schon vorhandenen hervor, sondern es findet sich eine dorsale Knospungszone (wie für die Septen vgl. pag. 58), an welcher die jüngsten Tentakel paarweise angelegt werden. Auch die Tentakel des inneren Kreises werden auf gleiche Weise angelegt. Es folgt hieraus, dass die Tentakel der Ventralseite die grössten und ältesten sein müssen. Eine Ausnahme macht der unpaare zeitlebens verkümmerte Tentakel des Richtungsfaches, der zwischen den längsten paariger Bildung sich findet.

Die Ausbildung des Kalkskelettes der Madreporaria ist von Lacaze-Duthiers (No. 88) und v. Koch (No. 84 u. 86) an Astroides calycularis studirt worden. Sie tritt in dem Stadium ein, in welchem sich an der Larve die 12 ersten Tentakel ausgebildet haben und die Festsetzung vor sich zu gehen pflegt.

Das Kalkskelet bildet sich als Ausscheidung an der Aussenseite des Ectoderms der Leibeswand (Fig. 45). Zunächst entsteht eine zarte rundliche Fussplatte durch Abscheidung von Seiten der Ectodermzellen der Fussscheibe. Diese Fussplatte, mittelst welcher die Larve sich an einer passenden Unterlage festheftet, entsteht aus rundlichen, krystallinischen Körperchen, welche später mit einander verschmelzen. Bald treten die ersten Anlagen der Kalksepta auf. Es war von Milne Edwards und Haime und später von Lacaze-Duthiers nachgewiesen worden, dass die Kalksepta ihrer Lage nach je einer Magentasche entsprechen und daher zwischen je zwei Mesenterialsepten auftreten. Die ersten Anlagen der 12 primären Septen werden als Sternleisten bezeichnet und sind anfangs V- oder Y-förmig gestaltet (Fig. 46). Indem die peripheren Enden der Sternleisten bald unter einander verschmelzen, kommt

die Anlage des Mauerblattes zu Stande. Alles diess sind Bildungen, die vom Ectoderm der Fussscheibe aus abgeschieden werden, und naturgemäss muss, je mehr diese Skelettheile sich erheben, die Ectodermschicht der Fussscheibe eine Art Einstülpung erfahren. Es folgt daraus, dass auch in späteren Stadien jene Theile des Skelets, welche anscheinend im Inneren des Polypenkörpers liegen, von einer dem Ectoderm der Fussscheibe zugehörigen Epithellamelle (Calycoblastenschicht v. Heider) überkleidet sind. Aber auch die Seitenwand des Körpers sondert nach aussen in ihrem unteren Antheile eine Kalkschicht ab, welche die Anlage der sog. Epithek (Fig. 45) darstellt. Indem die Sternleisten an ihren inneren, centralen Enden mit einander verschmelzen, kommt die sog. Columella zu Stande. Von den 12 Sternleisten wachsen 6 bald stärker aus, so dass eine Anordnung in 2 Cyclen sich geltend macht. Später treten weitere Cyclen auf, indem zwischen die vorhandenen Septa in regelmässiger Weise neue kleinere eingeschoben werden.

In grosser Verbreitung findet sich bei den Zoantharia ungeschlechtliche Fortpflanzung in der Form der Theilung und Knospung;

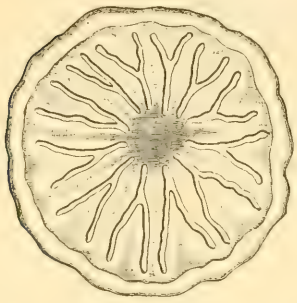


Fig. 46. Basalplatte einer Larve von Astroides calycularis, bald nach dem Festsetzen mit den 12 Sternleisten (nach Lacaze-Duthiers aus Balfour's Handbuch).

durch dieselbe kommt es bei den skeletbildenden Corallen zur Entwicklung umfangreicher Colonieen, während in der Gruppe der skeletlosen Actiniaria (Malacodermata) die durch Theilung oder Knospung erzeugten Individuen sich meist vollkommen trennen, so dass die Formen mit wenigen Ausnahmen (Zoantheae) hier solitär bleiben.

Knospung wurde bei den Actiniaria in selteneren Fällen beobachtet (Epiactis, Verrill (?), Gonactinia, Blochmann und Hilger, Zoanthus). Häufiger findet sich hier Fortpflanzung durch Theilung. Dieselbe kann das Mutterthier in zwei ziemlich gleich grosse Parthieen durchschnüren: als Längstheilung, welche von der Mundscheibe beginnt und nach der Basis fortschreitet, oder wohl auch umgekehrte Richtung einhält, ferner als Quertheilung, eine Art der Fortpflanzung, welche durch M. Sars, Blochmann und Hilger (No. 74) für Gonactinia prolifera genauer bekannt geworden ist und in ihrem Ablauf mit den von Semper bei Flabellum und Fungia bekannt gewordenen Theilungen, sowie mit dem Process der Strobilation bei Scyphozoen auffallende Uebereinstimmung aufweist. Stets sind es bei Gonactinia junge Thiere, welche der Quertheilung unterliegen. Es bildet sich (Fig. 47) etwas unterhalb der Mitte des Mutterthieres ein Kranz von knospenähnlichen Hervorragungen, aus denen der Tentakelkranz des unteren Individuums sich herausbildet. Während sich nun das obere Theilstück abschnürt, bildet sich die Mundscheibe und das Schlundrohr des unteren Theil-

sprösslings. Schliesslich löst sich das obere Theilstück los. Es scheint, dass beide Theilstücke die Fähigkeit besitzen, sich aufs Neue zu theilen.

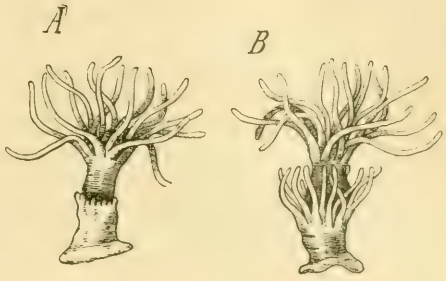


Fig. 47. Zwei Stadien der Quertheilung von Gonactinia prolifera Sars. (nach Blochmann und Hilger).

Eine andere, verbreitetere, merkwürdige Art der Theilung, welche schon von Dicquemare und Dalyell (No. 4) beobachtet wurde, ist neuerdings durch A. Andres (No. 73) genauer untersucht und als Laceration (Fig. 48) bezeichnet worden. Es besteht dieselbe in der Abschnürung von Theilstücken einer basalen Ausbreitung. Am Rande der Basis einer Actinie zeichnet sich ein Stückchen durch die Undurchsichtigkeit seines Entoderms und durch die feste Adhärenz an die Unterlage aus, welche durch eine Ausscheidung des Ectoderms hervorgerufen ist. Indem der Mutterkörper sich zusammenzieht, reisst die so modificirte Randparthie von demselben ab. Dieselbe kann sich nun entweder direct oder nach weiterer Zertrennung in kleinere Theilstücke in eine kleine Actinie umwandeln.

Sehr verbreitet sind beide Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzung, Knospung und Theilung, bei den Corallen. Sie führen hier zur Bildung umfangreicher, verschieden gestalteter Stöcke. Zwar konnte Studer (No. 94, 95) den Nachweis erbringen, dass in vielen Fällen (Oculinacea und Astraeacea), in denen man früher laterale Knospung zu finden glaubte, bei genauerer Untersuchung eine Fortpflanzung durch Theilung vorliegt, indem das eine Theilstück bei weiterem Wachsthum an die Seitenwand des anderen Theilstückes gelangt. Eine ähnliche Art der Fortpflanzung wurde unter den Fungiacea bei Herpetolitha limax beobachtet.

Echte, basale Knospung findet sich beispielsweise bei Turbinaria, wo die Basis der Colonie als gemeinsame Coenenchymplatte sich darstellt, an deren Rande neue Individuen sprossen. Ebenso bei Galaxea.

Die bei den Corallen verbreitete Form der Längstheilung, welche meist mit einer Einschnürung der Mundscheibe beginnt, kann mehr oder weniger unvollkommen bleiben, so dass die In-

Fig. 48. Fortpflanzung durch Abschnürung eines basalen Theilstücks bei Aiptasia lacerata (nach A. Andres). *A—C* fortschreitende Abschnürung *D*, *E* Umwandlung des Theilstücks in eine junge Actinie.

dividuen reihenweise angeordnet mit einander verbunden bleiben. Diese Anordnung macht sich denn auch am Skelet kenntlich, indem eine ganze Reihe von Individuen von einem gemeinsamen Mauerblatt umschlossen bleibt, während die Septen senkrecht zur Richtung der zwischen den Mauerblättern verlaufenden gewundenen Thäler gestellt erscheinen (Maeandrinen).

Auch bei den Steincorallen kann Knospung und Theilung zur Bildung von Individuen führen, welche sich vom Mutterthiere loslösen und selbstständig weiter leben. Bei Blastotrochus sind es laterale Knospen, welche sich abtrennen, während bei Flabellum eine Art Quertheilung eintritt. Die Jugendstadien der Fungien bilden kleine Corallenstöckchen, von denen durch Quertheilung die geschlechtsreif werdende Solitärform sich loslöst. Da ein und dasselbe Aestchen sich mehrfach diesem Quertheilungsprocess unterziehen kann, so ist die Uebereinstimmung mit der Strobilisation der Scyphomedusen in die Augen springend. Auch hier kommt es zu einem echten Generationswechsel (Semper No. 92).

III. Scyphomedusae.

Von den hiehergehörigen Formen werden die Lucernariden und Charybdaeiden den eigentlichen Discophoren gegenübergestellt. Während die Entwicklungsgeschichte der letzteren vielfacher Bearbeitung unterzogen wurde, ist die der beiden erstgenannten Gruppen bisher nur in einzelnen Bruchstücken bekannt geworden.

Lucernaridae. Einige Angaben über Larven von Lucernarien haben Fol und Korotneff gemacht. Eingehender wurde die Entwicklung aus dem Ei durch A. Kowalevsky (No. 108) bekannt, dessen Ergebnisse neuerdings durch R. S. Bergh (No. 101) eine Bestätigung erfahren haben. Nachdem Eier und Sperma ins Wasser ausgestossen wurden, vollzieht sich die Befruchtung, nach deren Vollendung das Ei von der Dotterhaut sich etwas zurückzieht. Es werden 2 Richtungskörperchen ausgestossen, und hierauf entsteht die erste Furche. Durch eine totale und äquale Furchung kommt ein vielzelliges Stadium zu Stande, das in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Die prismatischen Zellen stossen im Mittelpunkt mit ihren zugespitzten Enden zusammen. Es kommt nun zur Anhäufung von Entodermzellen im Inneren dieser sog. Morula und zwar vollzieht sich dieselbe durch Abgabe von Elementen aus einer bestimmten Region des Eies, so dass die Entodermbildung sich hier dem Typus der polaren Einwucherung zu nähern scheint. Kowalevsky glaubt, dass in dieser Region hauptsächlich eine Quertheilung der prismatischen Zellen zur Abgabe von Entodermelementen führt; doch wurde einfache Einwanderung nicht völlig ausgeschlossen. Das hieraus resultierende zweischichtige Stadium ist anfangs völlig rund (Fig. 49 *A*), streckt sich jedoch bald nach der Richtung der späteren Hauptaxe (Fig. 49 *B*). Die Entodermzellen werden hiebei vacuolisirt und ordnen sich immer mehr in einer einzigen Reihe an, so dass hierauf eine stäbchenförmige Planula resultirt, welche ähnlich der für Aeginopsis (pag. 32) erwähnten einem abgelösten Hydroidententakel gleicht (Fig. 49 *C*). Dieses Planulastadium der Lucernariden ist nicht bewimpert, sondern kriecht unter wurmförmigen Bewegungen langsam umher. An seinem hinteren Ende kommen die ersten Nesselkapseln zur Ausbildung. Es heftet sich schliesslich mit dem Vorderende fest, um die Polypenform anzunehmen. Die weitere Entwicklung konnte nicht verfolgt werden, doch erwähnt R. S. Bergh ein Jugendstadium, an welchem die Tentakel noch nicht zu Gruppen vereinigt waren, sondern am Rande der Glocke vertheilt standen, während die Arme noch nicht entwickelt

waren. Acht in bestimmten Radien gestellte Tentakel liessen sich als Anlagen von Randpapillen erkennen.

Charybdaeidae. W. Haacke (No. 106) hat die Beschreibung einiger dem erwachsenen Thiere schon ziemlich ähnlicher Jugendformen der australischen Charybdaea Rastonii geliefert, und diese Angaben sind bisher die einzigen über die Entwicklungsgeschichte dieser Gattung. Gegenüber der Würfelform des erwachsenen Thieres wiesen die jungen Quallen eine Annäherung an die Pyramidenform auf, auch zeigte sich der Schirmscheitel stärker gewölbt, als beim ausgewachsenen Thiere. Das jüngste zur Beobachtung gekommene Stadium zeigte einen etwas excentrisch gelegenen vom Centralmagen gegen die Schirmkuppel aufsteigenden, daselbst blind endigenden Canal. Haacke betrachtet denselben als Rest einer Communication der Meduse mit einer Scyphistoma-Amme und hält daher das Vorhandensein eines Generationswechsels bei den Charybdaeiden für wahrscheinlich.

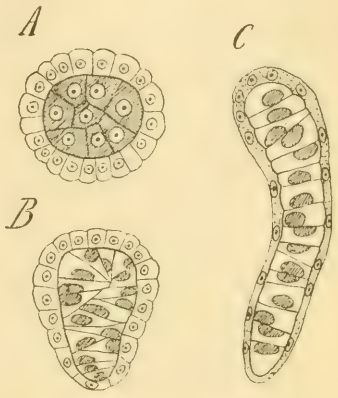


Fig. 49. Drei Entwicklungsstadien von Lucernaria (nach R. S. Bergh).

Aus dem Ei der meisten Discophoren (Schirmquallen) entwickelt sich zunächst ein festsitzendes polypenähnliches Wesen, das mit dem einen Pole festgewachsen ist und am entgegengesetzten Pole die Mundöffnung aufweist, während in einigem Abstand von derselben ein Kranz von Tentakeln zur Entwicklung kommt (Fig. 51, 3, 4). Die Lucernariden repräsentiren im Wesentlichen eine geschlechtsreif werdende, höher entwickelte Form dieses Scypho-Polypen. Bei sämmtlichen übrigen

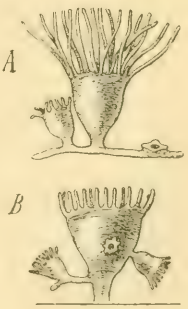


Fig. 50. Ungeschlechtliche Fortpflanzung des Scyphistoma (nach M. Sars):

A durch Stolonenbildung.

B durch seitliche Knospung.

Scypho-Medusen erscheint die polypoide Form (Scyphistoma) nicht befähigt, Geschlechtsproducte zu erzeugen, sondern weist nur ungeschlechtliche Fortpflanzung auf, welche in zwei Modificationen sich vorfindet: 1) als Knospung (seitliche Knospung und Bildung von Wurzelausläufern oder Stolonen) (Fig. 50), wobei stets wieder ein Scyphopolyp erzeugt wird, der sich entweder vom Mutterthier loslöst und selbstständig festsetzt oder mit dem Mutterthier vereinigt bleiben kann, wodurch es zeitweilig zur Bildung kleiner Colonieen (Scypho-Polypenstöckchen) kommt; 2) als die auf eine Quertheilung mit nachfolgender Reproduction zurückzuführende Strobilation. Durch quere Einschnü-

rungen zerfällt der Scyphopolyp (Fig. 51, 6) in übereinandergelagerte scheibenförmige Abschnitte (Strobilastadium, Fig. 51, 5—10), deren jeder durch Production von Randlappen und entsprechende innere Umbildungen sich in eine junge Meduse verwandelt, welche zunächst die characteristische Form des Ephyrastadiums Fig. 51, 11,12, aufweist und erst durch eine in den meisten Fällen ziemlich complicirte Metamorphose in die definitive Form der geschlechtsreifen Meduse umgewandelt wird.

Bei den meisten bisher untersuchten Discomedusen vollzieht sich die Entwicklung unter der geschilderten Form des Generationswechsels.

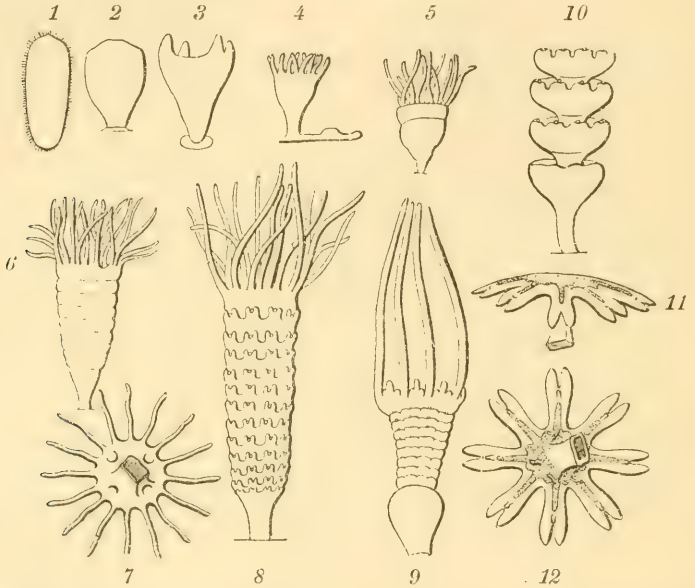


Fig. 51. Entwicklungscyclus von Aurelia aurita (aus Hatschek's Lehrbuch). *1* Planula, *2* festgesetzte Larve, *3* junges Scyphistoma mit 4 Tentakelknospen, *4* Scyphistoma mit Stolonenbildung, *5* durch eine Ringfurche ist der Beginn der Strobilation angedeutet, *6*, *8*, *9*, *10* verschiedene Strobilae polydiscae, *7* Scyphistoma von oben, *11* Ephyra von der Seite, *12* Ephyra von unten.

Nur bei den Lucernariden entfällt ein solcher, da dieselben ein geschlechtsreifes Scyphopolypen-Stadium repräsentiren, aus dessen Eiern wieder gleichgestaltige Individuen hervorgehen. Andererseits sind unter den freischwimmenden acraspeden Medusen auch Fälle directer Entwicklung bekannt geworden (Pelagia) in der Art, dass aus den Eiern der Meduse eine Larve sich entwickelt, welche sich direct in das Ephyra-Stadium umwandelt. Es wird diess als ein Fall coenogenetisch abgekürzter Entwicklung angesehen, indem die Ausbildung einer auf ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Ammenform (Scyphistoma) unterdrückt worden ist.

Entwicklung der Scyphistoma. Die genaueste Kenntniss besitzen wir über die Entwicklung der Ohrenqualle (Aurelia aurita und flavidula), welche durch zahlreiche Untersuchungen [M. Sars (No. 112), v. Siebold (No. 114), L. Agassiz (No. 2), Claus (No. 102 u. No. 3), Haeckel (No. 107), und Goette (No. 105)] bekannt geworden ist. Wir schliessen uns im Folgenden hauptsächlich der Schilderung

Goette's an, durch dessen Untersuchungen eine Reihe neuer Gesichtspunkte gewonnen wurde.

Die Eier von Aurelia aurita gelangen aus dem Ovarium in den Gastralraum des Mutterthieres und von hier durch den Mund zwischen die zusammengefalteten Mundarme, wo sie umhüllt von einem schleimigen Secret des Entoderms die Embryonalentwicklung bis zum schwärmenden Planulastadium durchlaufen. Sie sind von einer zarten Dotterhaut umhüllt, welche schon in den späteren Furchungsstadien verloren geht.

Durch eine totale und äquale Furchung (Claus) zerfällt das Ei in eine Anzahl gleich grosser Blastomeren, welche sich um eine verhältnissmässig kleine Furchungshöhle in einfacher Schicht anordnen (Coeloblastula). Während nun nach Claus (in Uebereinstimmung mit den Angaben Kowalevky's) das Gastrulastadium durch einen Einstülpungsprocess erreicht wird, bei welchem das Urdarmlumen nur als linearer Spalt der zapfenförmigen Einwucherung zu erkennen ist, wurde von Goette eine andere, als polare Einwucherung zu bezeichnende Art der Sonderung des unteren Keimblattes behauptet. Nach Goette sind die Zellen der Blastula nicht im ganzen Umkreis gleich gebildet, sondern in der einen Hemisphäre etwas kürzer und dicker. Von dort aus vollzieht sich eine Einwanderung einzelner Zellen in das Blastocoel, bis sich schliesslich die Keimhöhle mit einer soliden Zellmasse (Entoderm) vollständig erfüllt. In dieser entsteht die Urdarmhöhle in Form einer Spalte, welche bald entsprechend der Region, von welcher die Einwanderung der Entodermzellen sich vollzog, nach aussen durchbricht, wodurch der Urmund (Prostoma) gebildet erscheint.

Schon während dieser Processe streckt sich der anfangs kugelige Embryo, so dass die Längsaxe durch den Urmund und den gegenüberliegenden Scheitelpol fällt. Sehr bald aber schliesst sich der Urmund wieder vollständig. Gleichzeitig wird das demselben entsprechende Ende der Larve verschmälert, so dass die Gestalt der Larve eine birnförmige wird. Nun erfolgt das Ausschwärmen des bewimperten Embryos (Planula Fig. 52 A), das dickere Scheitelende ist beim Schwimmen nach vorne gerichtet, während der schmälere Pol, an dem der Verschluss des Urmundes sich vollzogen hat, nach hinten zu liegen kommt. Sehr bald treten an der Schwärmlarve Nesselkapseln auf, welche am hinteren Pole in grösserer Menge entstehen, während sie am vorderen fast fehlen.

Noch während des Schwärmstadiums entwickelt sich am vorderen Pole (Scheitelpole) der Planula eine flache Einsenkung, und entsprechend dieser Stelle gewinnt das Epithel eine drüsige Beschaffenheit. Nun setzt sich die Larve mit dem Scheitelpole an eine Unterlage fest, und dadurch wird das frühere Vorderende zum Fusse des Scyphopolypen; dasselbe zieht sich auch bald ein wenig zusammen, während das Prostomialende sich erweitert, so dass auf diese Weise der Körper die für den Polypen characteristische Becherform gewinnt (Fig. 52 *B*). Während der Festsetzung wird vom Fusse eine bald zu einer Platte mit aufgebogenem Rande erhärtende Kittsubstanz abgesondert (Fig. 54, 55 *K*). Sehr frühzeitig beginnt die Ausscheidung einer Gallerte zwischen die beiden Zellschichten der Larve (Fig. 52 *B*, *g*).

Die nächste Veränderung ist die Bildung des definitiven Mundes, welcher durch einen Einstülpungsprocess entsteht. Es stülpt sich die Ectodermschicht des prostomialen Poles zu einer allmählich sich vertiefenden Ectodermtasche ein (Fig. 52 *B*, *s*), in deren Grunde sehr bald

ein Durchbruch gegen die Magenhöhle entsteht. Auf diese Weise ist ein vom Ectoderm ausgekleideter Schlund entstanden (Fig. 52 *C*); seine äussere Einstülpungsöffnung wird als Mund, die innere Communication mit der Gastralhöhle als Schlundpforte (Fig. 52 *C, sp*) bezeichnet. Durch diesen Einstülpungsprocess ist der Entodermsack nach unten gedrängt worden; aber nicht in seiner ganzen Ausdehnung. Da die Larve seitlich comprimirt ist, so bleiben entsprechend der längeren Nebenaxe zwei handschuhförmige, nach oben vorragende Entodermschläuche erhalten. Diess sind die zwei ersten Magentaschen (Fig. 52 *C* u. *D, m*.)

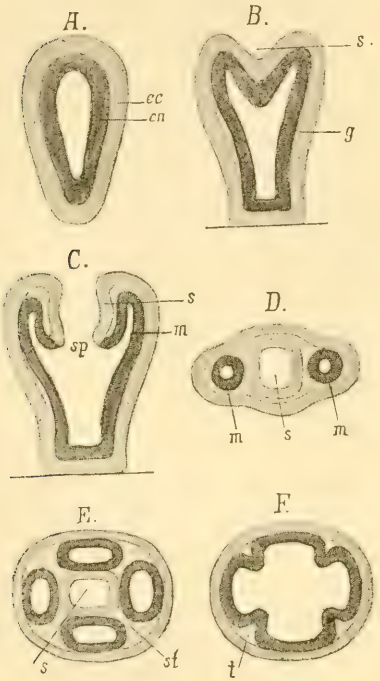


Fig. 52. Schematische Schnitte durch verschiedene aufeinanderfolgende Stadien von Aurelia (nach Goette).

A Planula, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *B* angeheftete Larve mit beginnender Schlundeinstülpung *s*, *g* Gallerte, *C* vollzogener Durchbruch der Schlundeinstülpung, *sp* Schlundpforte, *m* Magentaschen, *D* Querschnitt durch das in *C* dargestellte Stadium auf der Höhe des Schlundes, *E* Querschnitt durch ein älteres Stadium auf der Höhe des Schlundes, *F* Querschnitt durch dasselbe Stadium in einem dem Stiel genäherten Theile, *m* Magentaschen, *s* Schlund, *st* Septen, *t* Taeniolen.

Sehr bald wächst aber in der senkrecht dazu gestellten Ebene ein zweites Paar von Magentaschen als Divertikel des Centralmagens nach oben aus (Fig. 52 *E*), so dass jetzt der 4strahlig radiäre Typus erreicht ist. Wir haben nun einen vom Ectoderm eingestülpten Schlund, in dessen Umkreis entsprechend den 4 Radien vier mit der Gastralhöhle in Zusammenhang stehende Magentaschen gelegen sind. An jenen Stellen, wo zwei benachbarte Magentaschen sich berühren, wird durch die sich berührenden Seitenwände derselben eine Scheidewand oder Septum (Fig. 52 *E, st*) erzeugt. Diese 4 Septen liegen in den Interradien, während die vier primären Magentaschen in den vier Hauptradien (Perradien) gelegen sind. Die zwischen diese Radien fallenden Bildungen bezeichnet man als adradiale.

Die unteren freien Ränder der 4 Septen setzen sich nun bald auf die Wand des Centralmagens fort in Form von vier Längsfalten, welche sich schliesslich nach der ganzen Länge des Scyphopolypen bis in dessen Fuss erstrecken. Diese Falten werden als Längsfalten oder Taeni-

olen (Fig. 52 *F, t*), die von ihnen begrenzten Buchten des Centralmagens als Magenrinnen bezeichnet.

Die weitere Umbildung der Larve betrifft deren Form welche sich immer mehr der Becherform nähert (Fig. 53). Den unteren verengerten Theil bezeichnen wir nun als Stiel (Fig. 55 *st*), die in demselben verlaufende Fortsetzung des Centralmagens als Stielcanal. Die obere Körperparthie flacht sich ab und bildet so die Mundscheibe oder das Peristom; in deren Mitte erhebt sich kegelförmig der Rüssel (Proboscis Fig. 53 *pb*) mit der central gelegenen viereckigen Mundöffnung. Die 4 Mundecken sind perradial gestellt (Fig. 54 *C*, 55).

Nun entstehen die vier ersten Tentakel über den vier Magentaschen, und zwar entsprechend der ungleichzeitigen Entstehung derselben zunächst über dem ersten und dann über dem zweiten Taschenpaar. Es wächst vom Scheitel der Magentasche ein cylindrischer Entodermstrang

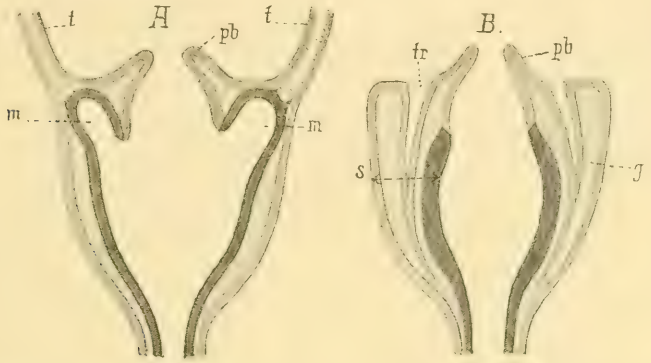


Fig. 53. Schematische Längsschnitte durch ein Scyphistoma (im Anschluss an Goette).

A Perradialer Längsschnitt.

B Interradialer Längsschnitt. *pb* Rüssel, *t* Tentakel, *tr* Septaltrichter, *m* Magentaschen, *g* Gallerte, *s* Septum. Das Entoderm ist als dunkle Schicht kenntlich.

schräg nach oben und aussen und drängt das Ectoderm des äusseren Peristomrandes vor sich her. Die Entodermzellen in den Tentakelknospen ordnen sich bald in eine einzige Zellreihe an (Fig. 53 *t*).

Eine weitere wichtige Organanlage stellen die nun sich anlegenden Septaltrichter dar. Von dem Ectoderm des Peristoms entstehen in den Interradien vier in die Septen sich einsenkende trichterförmige Einstülpungen, welche nach unten in einen soliden Zellstrang auslaufen, der sich längs der Taeniolen und über dieselben hinaus bis in den Stiel fortsetzt (Fig. 53 *B*, Fig. 54 *A* u. *C*, *tr*.) In diesem soliden Antheil erscheinen die Zellen untereinander verschmolzen, und dort kommt es an der Oberfläche derselben zur Ausscheidung von längsverlaufenden Muskelfibrillen, so dass auf diese Weise die vier in den Taeniolen verlaufenden Längsmuskel entstehen (Fig. 54 *A*, *B*, *sm*.)

Das auf diese Weise entstandene jugendliche Scyphistoma characterisirt sich folglich als ein becherförmiger Polyp mit 4 Längsfalten (Taeniolen) des Entodermsackes, welche nach oben in 4 Septen auslaufen, die sich zwischen Körperwand und dem eingestülpten ectodermalen Schlundrohr ausspannen. Der Magen gliedert sich demnach in einen

Centralmagen und in 4 zwischen den Septen gelegene Magentaschen (Kranzdarm), welche in die Magenrinnen direct übergehen. Am Rande des Peristoms sitzen 4 perradiale Tentakel, während vier interradiale Septaltrichter vom Peristom aus in die Septen und Taeniolen sich erstrecken (Fig. 53).

Die Umwandlung in ältere Scyphistomen (Fig. 54, 55) vollzieht sich unter stetiger Vermehrung der Tentakel und gleichzeitigen Veränderungen, durch welche die ursprünglichen Charactere mehr verwischt werden und ein allmählicher Uebergang zum Bauplan der Ephyra gegeben erscheint.

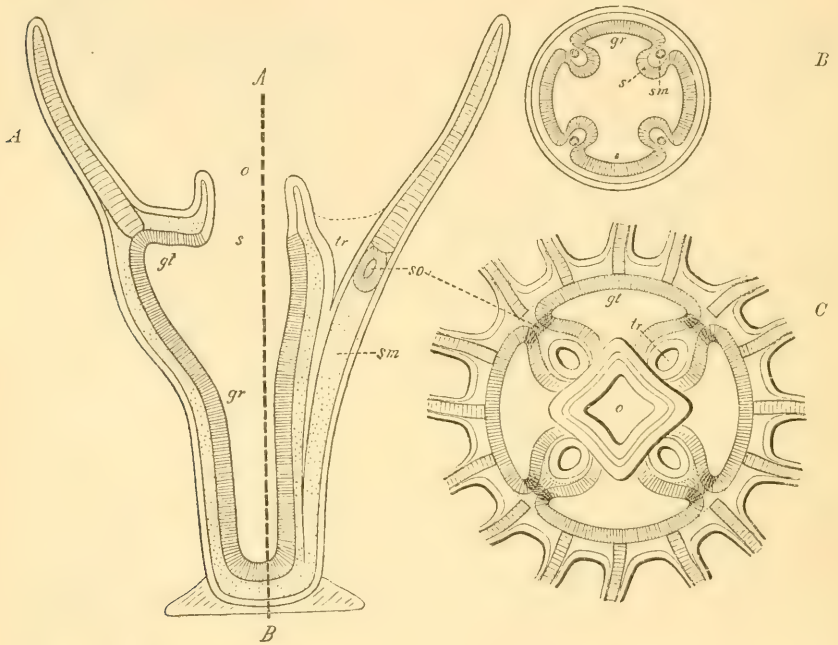


Fig. 54. Schematische Darstellung des Baues eines älteren Scyphistoma (im Anschluss an Goette aus Hatschek's Lehrbuch).

A Längsschnitt, links perradial, rechts interradial. *AB* Hauptaxe, *o* Mund, *s* Schlundpforte, *gt* Magentasche, *gr* Gastralrinne, *so* Septalostium, *tr* Septaltrichter, *sm* Septalmuskel (die punktirte Linie reicht nicht bis ganz heran).

B Querschnitt durch den unteren Theil des Körpers, *gr* Gastralrinne, *s* Septum, *sm* Septalmuskel.

C Ansicht von der Oralseite (Bezeichnung wie in *A*).

Die Knospung der Tentakel unterliegt vielfachen Unregelmässigkeiten. Man glaubte bisher, dass normaler Weise auf die ersten vier radial gestellten Tentakel die Bildung von vier interradialen, also über den Septen stehenden erfolge, hierauf, nachdem diese sämmtlichen 8 Tentakel gleiche Länge erlangt hätten, die Bildung von 8 weiteren zwischen diesen befindlichen, also adradialen etc. Nach Goette hingegen sollen die auf die vier primären zunächst folgenden 4 Tentakel nicht über den Septen entstehen, sondern aus den den Septen anliegenden Ecken der Magentaschen des zweiten Paares hervorsprossen und erst allmählich über das Septum rücken, wobei dann ihr axialer Entodermstrang auch eine Verbindung mit den Magentaschen

des ersten Paares gewinnt. Da die Magentaschen des ersten Paares nun auch bald mit der Bildung von 4 neuen Tentakeln nachfolgen, so ist erst in diesem 12armigen Stadium die Aequivalenz der vier primären Magentaschen hergestellt, daher Goette für die Knospung der Tentakel die Zahlenreihe 4, 12, 20, 28 ... für die ursprüngliche hält, während die thatsächlich zur Beobachtung kommende Reihe 4, 8, 16, 24, 32 ... einem caenogenetisch abgeänderten Verhalten entspreche. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die Bildung jedes neuen Tentakels unter Ausbuchtung der entsprechenden Stelle der Magentaschen erfolgt, so dass eigentlich für jeden Tentakel eine kleine secundäre Magentasche gebildet wird.

Die weitere Umbildung des auswachsenden Scyphistoma besteht in einer Erweiterung des Centralmagens, wobei das Schlundrohr allmählich in die Proboscis rückt (Fig. 54 *A*) und die Magentaschen mehr verstreichen. Gleichzeitig bewirken die vier gegen das Peristom weit geöffneten Trichtermündungen eine den ganzen Umkreis umfassende rinnen-

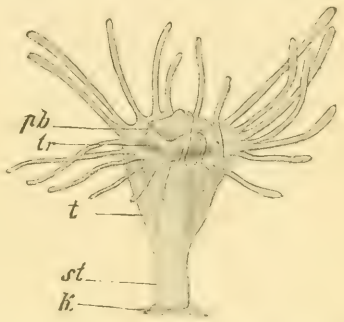


Fig. 55. Scyphistoma von Aurelia aurita.

pb Rüssel, *tr* Eingang in die Septaltrichter, *t* Taeniolen, *st* Stiel, *k* Klebemasse.

förmige Einziehung des ursprünglich mehr planen Peristoms. Dadurch gewinnt dasselbe eine Annäherung an die Glockenform der Subumbrella der Meduse; die höher gewordene Proboscis entspricht dem Mundrohr, während die durch Septen getrennten Magentaschen den Kranzdarm der Meduse repräsentiren. Es hat sich das Scyphistoma durch allmähliche Umbildungen in den wesentlichsten Grundzügen dem Bau der Meduse genähert. (Vgl. Fig. 54 *A* und Fig. 57.)

Bei den meisten übrigen Scheibenquallen scheint die Entwicklung des Scyphistoma in ganz übereinstimmender Weise zu verlaufen. So vor Allem bei Cotylorhiza borbonica (Kowalevsky, Goette) und Cyanea capillata (Sars, van Beneden, Agassiz), wo die Eier ebenfalls an den Mundarmen befestigt und in einer schleimigen Gallerte eingehüllt die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen. Bei Chrysaora dagegen, welche Form auch durch ihren Hermaphroditismus auffällt, weist die erste Entwicklung bemerkenswerthe Abweichungen auf (Claus No. 102 u. 3). Hier vollzieht sich die Befruchtung und die ganze Embryonalentwicklung innerhalb des Ovariums, so dass die Larven erst im Planulastadium geboren werden. Die sehr kleinen, membranlosen Eier sind im Ovarium von einem gestielten Follikel umhüllt, welcher seine Entstehung den Zellen des Keimepithels verdankt. Die Befruchtung und Furchung ist in ein frühes Stadium der Eientwicklung verlegt, so dass demzufolge mit der Embryonalentwicklung gleichlaufend ein beträchtliches Anwachsen des Embryos unter ständiger Zufuhr von Nährmaterial seitens der Mutter sich geltend macht. Diese Nahrungs-

zufuhr wird von den Follikelzellen besorgt. Durch diese Verhältnisse erinnert die Ei- und Embryonalentwicklung von Chrysaora an die der viviparen Aphiden und der Polyphemiden unter den Cladoceren. Im Uebrigen sind die Erscheinungen der Embryonalentwicklung im Wesentlichen die gleichen, wie wir sie für Aurelia geschildert haben. Durch eine totale und äquale Furchung kommt ein Coeloblastula-Stadium zu Stande, aus welchem sich durch Einstülpung eine Invaginationsgastrula entwickelt, deren Prostoma noch eine Zeit lang geöffnet bleibt, sich aber endlich vollkommen schliesst. Nach Beobachtungen von Busch scheint es, als wenn in diesem Stadium eine Fortpflanzung der Embryonen durch Längstheilung häufig einträte. Diess erinnert an das Vorkommen von Theilung bei den Blastulae von Oceania armata nach Metschnikoff (pag. 26). Im Stadium der bewimperten Planula gelangen die Larven von Chrysaora aus dem Ovarium in den Magenraum der Mutter und von hier durch den Mund derselben nach aussen. Man kann an ihnen ein drüsig verändertes Ectoderm des vorderen Poles erkennen, mit welchem später die Festheftung sich vollzieht, während der hintere (orale) Pol durch das Auftreten von Nesselkapseln gekennzeichnet ist (Claus).

Die undurchsichtigen, weisslichen oder gelblichen Eier von Nausithoë werden einzeln abgelegt und sind durch eine mit Nesselkapseln versehene Gallerthülle ausgezeichnet (O. Hertwig). Die Furchung ist hier eine totale und in den ersten Stadien inäqual, doch kommt es schliesslich zur Ausbildung einer ziemlich gleichwandigen Coeloblastula, indem sich die Grössenunterschiede der einzelnen Blastomeren immer mehr ausgleichen. Die Blastula verwandelt sich in eine ovale, bewimperte Schwärmlarve, deren Zellen am hinteren Pole verdickt sind. Von dort aus vollzieht sich die Gastrula-Einstülpung, nach deren Vollendung der Blastoporus vollkommen verschlossen wird. Metschnikoff (No. 12), dem wir die Kenntniss dieser Vorgänge verdanken, konnte die Festsetzung der Planula unter Ausbildung einer scheibenförmigen Basalverbreiterung und die Umwandlung in einen kleinen mit 4 Tentakeln versehenen, an der Oberfläche mit feiner Peridermschicht bekleideten Scyphopolypen beobachten, so dass auch für diese Form die Metagenese bewiesen ist. Metschnikoff glaubte als zu Nausithoë gehörige Scyphistomaform die in Spongien schmarotzende Spongicola fistularis F. E. Schulze (Stephanoscyphus mirabilis Allman) in Anspruch nehmen zu dürfen, an welcher Kowalevsky eine Art Strobilation beobachtet zu haben scheint.

Strobilation. Die einfachste Form der Production junger Medusen stellt die auch bei Aurelia gelegentlich beobachtete monodiske Strobila (Fig. 59 *A*) dar. In diesem Falle löst sich bloss eine junge Meduse (Ephyra) von dem Scyphistoma ab. Während der adorale, tentakeltragende Abschnitt des Scyphopolypen durch allmähliche Umwandlung in die Form der Ephyra übergeführt wird, trennt sich derselbe durch eine ringförmige querverlaufende Furche von dem basalen Antheil des Körpers ab, um sich schliesslich vollständig loszulösen. Der basale Rest kann dann durch Regeneration des oralen Abschnitts wieder zu einem vollständigen Scyphopolypen auswachsen, um in späterer Zeit den Process der Strobilisation aufs Neue durchzumachen etc.

In den meisten Fällen jedoch treten vor Ablösung der ersten Ephyra an dem basalen Theil neue Querfurchen auf, so dass an dem langgestreckten Becher des Scyphopolypen ein ganzer Satz von Ephyren (10—30) annähernd gleichzeitig zur Entwicklung kommt, von denen aber jede gegen die Polypenbasis genäherte jünger ist, als die vorhergehende (polydiske Strobila (Fig. 56,51, 6—10). Auch in diesem Falle producirt der basale Abschnitt schliesslich wieder den Tentakelkranz und Oral-

theil eines Scyphopolypen, um nach Beendigung der Ephyrenproduction als Scyphistoma weiterzubestehen. Die polydiske Strobila lässt sich von der monodisken ableiten. Es folgen bei jener immer neue Quertheilungen so rasch aufeinander, dass gleichzeitig eine ganze Anzahl von Ephyren in der Entwicklung begriffen ist.

Der orale, zur Ephyra sich umbildende Abschnitt eines Scyphopolypen muss einige Umwandlungen durchmachen, welche zum Theil schon eintreten, bevor durch die Ringfurche die erste Andeutung einer Abschnürung gegeben ist. Die wichtigste innere Umbildung wird eingeleitet durch einen Schwund der Septen und eine dadurch bedingte periphere Communication zwischen den vier Magentaschen. Da die Entodermsäulen der 4 Septaltentakel mit den Wänden beider an das Septum grenzenden Magentaschen in Zusammenhang stehen (pag. 70), so ist hier ein Connex zwischen den benachbarten Magentaschen gegeben. An dieser Stelle entsteht nun eine kleine Durchbruchsöffnung im Septum (Fig. 54, *so*), welche sich aber bald so sehr erweitert, dass nur der wulstige Innenrand des Septums, in welchem der Septaltrichter verläuft, erhalten bleibt (Fig. 57, *so*). Durch die Bildung dieser Septalostien fliessen die vier Magentaschen zu einem gemeinsamen, peripheren Magentaschenraum (Kranzdarm) zusammen. Die vier Septaltrichter durchziehen nun, von einem entodermalen Ueberzug (Rest des Septums) überkleidet, den Gastralraum in Form von vier Säulen (Columellae), welche sich erst im Grunde des Centralmagens an dessen Wand festheften.

Fig. 56. Strobila polydisca von Aurelia aurita. An der obersten Ephyra die in Rückbildung begriffenen Scyphistoma-Tentakel.

Eine weitere Veränderung ist gegeben durch den Schwund und Verlust der Scyphistoma-Tentakel und das Auswachsen des Peristomrandes zu einer aus 8 (4 perradialen und 4 interradialen) Randlappen bestehenden Zinkenkrone (Fig. 56). Da die Randlappen nicht nur von der äusseren Körperwand gebildet werden, sondern im Inneren ein entsprechendes Divertikel des Entodermsackes enthalten, so gewinnt auf diese Weise der Magentaschenraum 8 Blindsäcke: die Lappentaschen (Fig. 58 *l*). Die Randlappen oder Stammlappen bringen bald an ihrem Ende 3 Fortsätze zur Ausbildung, von denen der mittlere zum Sinneskolben (*sk*) wird und von der subumbralen Fläche des Lappens in einiger Entfernung vom Rande hervorknospt, während die beiden seitlichen Fortsätze vom Rande hervorsprossen und zu den Flügellappen auswachsen. In ihrem Inneren finden sich Flügeltaschen (Fig. 58 *f*) als Fortsetzungen der Lappentaschen; auch im Sinneskolben befindet sich eine Fortsetzung der gastralen Entodermschicht, welche dazu bestimmt ist, die Otolithen-Krystalle zu produciren.

Der Kranzdarm (Magentaschenraum) war bisher einfach und ungetheilt und lief an seiner Peripherie in die 8 Lappentaschen aus. Da die Scheibe der sich bildenden Ephyra stets flach ist, so sind auch die obere und untere (exumbrale und subumbrale) Wand des Magentaschenraumes einander sehr genähert, und diese beiden Wände verwachsen nun vom Rande her an 16 Stellen des Umkreises und bilden so 16 radiäre Verlöthungen oder Verwachsungsstreifen, welche subradial (d. h. zwischen den Per-, Inter- und Adradien) gelegen sind. Dadurch wird der periphere Theil des Kranzdarms in 16 Marginaltaschen (Radial-Kranztaschen,

Fig. 58 *m*) zerlegt, welche durch die Verlöthungsstreifen (Cathammen) von einander getrennt sind. Acht von diesen Marginaltaschen sind in den Per- und Interradien gelagert und setzen sich in die Lappentaschen fort, während 8 weitere adradial und zwischen den ersteren eingeschoben sind. In späteren Stadien werden die Marginaltaschen schmäler und rücken auseinander; dadurch werden die 16 Verlöthungsstellen zu einer zweischichtigen Platte gedehnt, welche sämmtliche Marginaltaschen untereinander verbindet, die Medusoidplatte oder Gefässplatte. —

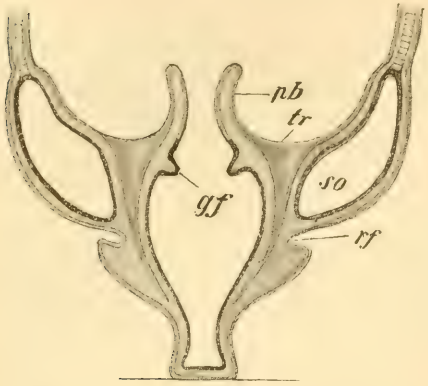


Fig. 57. Interradialer Längsschnitt durch eine Ephyra monodisca. Mit noch erhaltenen Scyphistoma-Tentakeln. (Schema im Anschluss an Goette).

pb Rüssel, *tr* Septaltrichter, *gf* Gastralfilamente, *so* Septalostien, *rf* einschnürende Ringfurche.

Nun erfolgt die Loslösung der Ephyra, welche von jetzt ab durch rhythmische Contractionen ihres scheibenförmigen Körpers sich frei umherbewegt, wobei der frühere Festheftungspunkt nach oben, das Mundrohr nach unten gerichtet ist (Fig. 51, 11). Die Columellae, welche häufig den letzten Zusammenhang mit der Ammenform vermitteln, werden nun rückgebildet. Es ist wahrscheinlich, dass in den vier an der Subumbrellar-Seite unter den Gonaden der Meduse gelegenen Subgenitalhöhlen (pag. 78) der letzte umgewandelte Rest der Septaltrichter zu erkennen ist. Mit der Rückbildung der Columellae ist die Grenze zwischen Centralmagen und Kranzdarm völlig geschwunden, und nur durch 4 an der Basis der Columellae hervorgesprosste tentakelförmige Gastralfilamente (Fig. 57,58 *gf*) ist die Grenze gekennzeichnet, an der das Ectoderm des Schlunds in den Entodermüberzug des Kranzdarms übergeht.

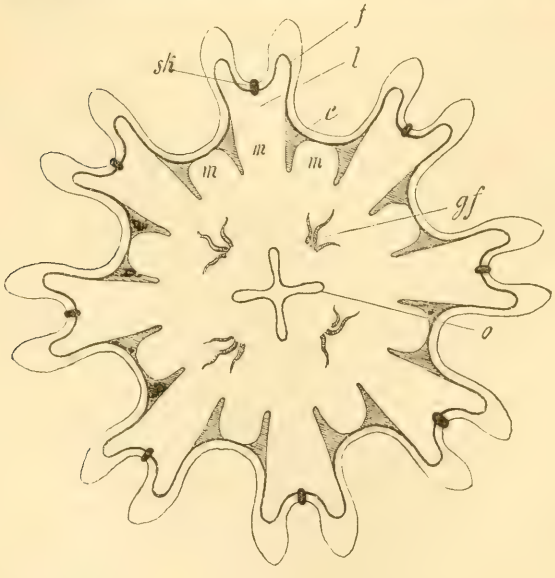


Fig. 58. Schematische Abbildung einer Ephyra. *o* kreuzförmige Mundöffnung, *gf* Gastralfilamente, *l* Lappentaschen, *f* Flügeltaschen, *m* Marginaltaschen, *c* Cathammen oder Verlöthungsstellen des Kranzdarms, *sk* Sinneskolben.

Die Ephyra (Fig. 51, 11 u. 12 u. Fig. 58) besitzt demnach einen flachscheibenförmigen Körper, an dessen unterer Seite das Mundrohr herabhängt. Der Rand geht in gegabelte Randlappen aus, welche zwischen ihren Flügellappen je einen Sinneskolben tragen. Vier von diesen sind perradial und entsprechen den Radien des Mundkreuzes, während die vier interradialen in die Radien der Gastralfilamente fallen. Der weite, flache Gastralraum geht in 16 periphere Marginaltaschen über, welche durch die Gefässplatte zusammenhängen. Die 8 perradialen und interradialen dieser Taschen setzen sich direct in die Lappentaschen und Flügeltaschen fort. Das Ectoderm an der Mundseite der Scheibe (Subumbrella) bildet einen breiten, bandförmigen Ringmuskel, während paarige Längsmuskelzüge sich längs der Randlappen bis in die Flügellappen erstrecken.

Hypogenetische Entwicklung der Larven von Pelagia. Schon Schneider (No. 113) und Haeckel (No. 107) haben beobachtet, dass die Scyphopolypen von Aurelia aurita, wenn sie in ungünstigen Verhältnissen sich befinden (beispielsweise in Aquarien) wenig Neigung zeigen, mehrscheibige Strobilae zu bilden, sondern häufig nur einscheibige Strobilae zur Ausbildung bringen (Fig. 59 *A*). Ja Haeckel hat in einzelnen Fällen beobachtet, dass die Quertheilung des zur Ephyra sich umwandelnden Scyphopolypen völlig unterbleibt, so dass der gesammte Körper der Larve in das ausgebildete Thier übergeht. Diess ist Haeckel's sog. Ephyra pedunculata (Fig. 59 *B*), welche sowohl in festsitzendem, als auch in freischwimmendem Zustande beobachtet wurde. Hier kommt demnach der Generationswechsel in Wegfall und ist eine einfache Metamorphose (Hypogenese) an seine Stelle getreten.

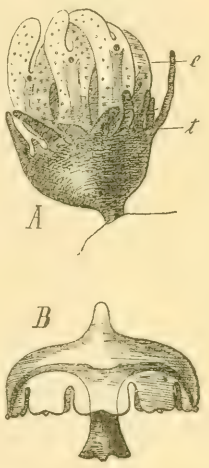


Fig. 59. *A* Strobila monodisca von Cyanea capillata (nach P. J. van Beneden).

e Ephyralappen, *t* neugebildeter Kranz von Scyphistomatentakeln am basalen Theilstück.

B Ephyra pedunculata von Aurelia aurita (nach Haeckel).

Das letztere Verhalten ist bei Pelagia noctiluca, deren Entwicklung durch Krohn (No. 109), Kowalevsky und Metschnikoff (No. 12) bekannt geworden ist, das ausschliessliche und normale. Hier bildet sich zunächst eine Blastula mit weiter Furchungshöhle, welche bald sich an der Oberfläche mit Geisseln bedeckt. Gleichzeitig kommt es zur Ausbildung einer Einstülpung vom hinteren Pole aus, welche zur Entwicklung einer Gastralhöhle führt, die den Raum der ursprünglichen Furchungshöhle durchaus nicht vollständig erfüllt (Fig. 60 *A*). Der Blastoporus schliesst sich hier nicht, sondern geht direct in den Mund der Larve über. Sehr bald macht sich am hinteren Ende der frei umherschwimmenden Larve eine flache Einsenkung bemerkbar, in deren Mitte die den Mund umgebende Parthie kegelförmig vorragt (Fig. 60 *B*). Diese Hervorragung wird zum Mundkegel der Ephyra (Fig. 60 *C*, *m*) und die ringförmige ihn umgebende Einsenkung zur Schirmhöhle, während an dem peripherischen Rand bald eine Theilung in acht Randlappen, in welche die Gastralhöhle sich in Form von Lappentaschen fortsetzt, zu erkennen ist (Fig. 60 *C*). Nachdem so in der Umgebung des oralen Poles die Gestaltung der Ephyra zum Ausdruck gekommen ist, verkürzt sich die Larve in der Richtung der Hauptaxe und nimmt

allmählich die flache Scheibenform der Ephyra an. Hiebei verliert sie die Geissel-Bedeckung und bewegt sich von nun an nach Medusenart durch regelmässige Contractionen des Scheibenrandes. Bei Pelagia geht demnach die aus dem Ei kommende Larve direct in die Ephyra über, doch ist von Goette darauf hingewiesen worden, dass wir die ersten Stadien dieser Metamorphose ihrem Bau nach als freischwimmende Scyphistoma-Stadien aufzufassen haben.

Metamorphose der Ephyra. Die Umwandlung der Ephyra vollzieht sich unter beständiger Grössenzunahme des Körpers. Die Sinneskolben

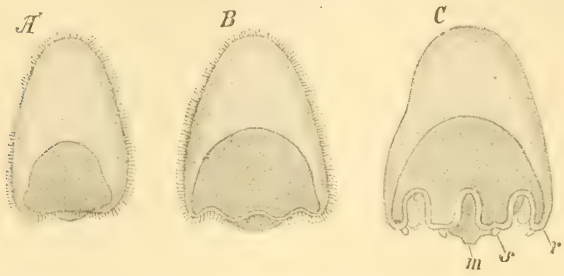


Fig. 60. Drei Entwicklungsstadien der freischwimmenden Larve von Pelagia noctiluca (nach Krohn).

r Randlappen, *s* Sinneskolben, *m* Mundöffnung.

der Ephyra werden zu den 8 Randkörpern der Meduse. Da die an dieselben grenzenden Flügellappen, aus denen die Augen-(Ocellar-)lappen hervorgehen, nicht in gleicher Weise am Wachsthum des Körpers sich betheiligen, so müssen den adradialen Partieen entsprechend neue Theile des Randes (adradiale oder intermediäre Randlappen) gebildet werden.

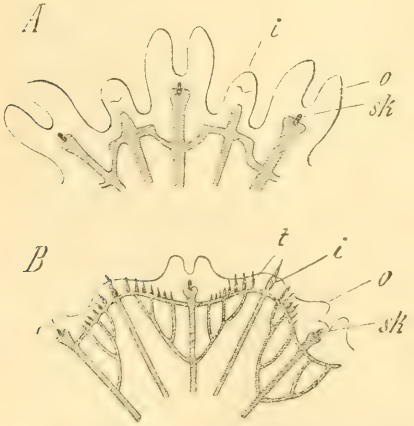


Fig. 61. Entwicklung des Scheibenrandes und des Canalsystems von Aurelia aurita (nach Claus).

A Quadrant einer Ephyrascheibe von 3 mm Breite.

B Quadrant einer jungen Aurelia von 9 mm Scheibendurchmesser.

i intermediäre (adradiale) Randlappen, *o* Ocellarlappen, *sk* Sinneskörper, *t* Tentakel (etwas auf die exumbrale Fläche gerückt).

Die einfachsten auf die Ephyra direct zu beziehenden Verhältnisse finden wir bei den Ephyropsiden (Nausithoë), bei denen die 16 Flügellappen der Ephyra in verhältnissmässig mächtiger Entwicklung erhalten bleiben, während 8 adradiale (intermediäre) Tentakel mit diesen alterniren. Die taschenförmigen durch schmale Verwachsungsstreifen (Claus) getrennten Marginaltaschen, der Mangel von armförmigen Verlängerungen der Mundecken sind ebensoviele direct von der Ephyra abzuleitende Charactere. Auch in der Familie der Pelagiden und Cyaneiden erhält sich der ursprüngliche Character des Gastrovascularsystems, indem die 16 Marginal- (Radialtaschen) als breite, nur durch schmale Verwachsungsstreifen getrennte, durch keinen Ringsinus communicirende

Räume erhalten bleiben. Complicirtere Verhältnisse finden sich bei den Aureliiden, deren Metamorphose aus der Ephyra durch Claus (No. 102 u. 3) für Aurelia und Discomedusa (Umbrosa) genau beschrieben worden ist. Bei Aurelia erfolgt die Vergrösserung der Scheibe unter Bildung von 8 intermediären (adradialen) Randlappen, an deren exumbraler Fläche zahlreiche einreihig geordnete kurze Tentakel zur Entwicklung kommen (Fig. 61*i*). Während so die Scheibe allmählich sich vergrössert, wachsen die 16 Marginaltaschen zu langgestreckten, schmalen Radiärgefässen aus, zwischen denen die Verwachsungsstreifen als umfangreiche Felder der Gefässplatte sich ausdehnen. Durch stellenweises Auseinanderweichen der beiden Lamellen dieser Platte kommt es zur Bildung secundärer Canäle, durch welche anfangs eine zickzackförmige, später eine periphere ringförmige Communication zwischen den einzelnen Radiärgefässen (Ringsinus) nebst zahlreichen seitlichen Ver-

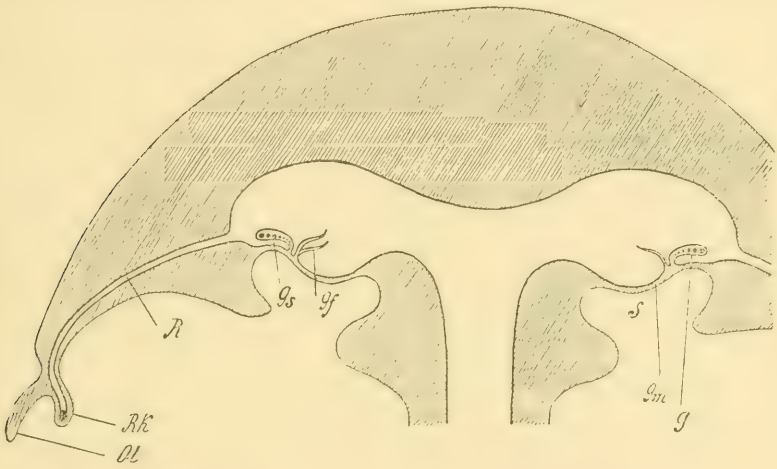


Fig. 62. Schema eines interradialen Längsschnittes durch eine Scyphomeduse (im Anschlusse an eine Abbildung von Claus).

R Radiärgefäss, *Rk* Randkörper, *Ol* Ocellarlappen, *Gs* Genitalsinus, *G* Genitalband, *Gf* Gastralfilamente, *Gm* Gastrogenitalmembran, *S* Subgenitalsinus.

ästlungen der Radiärgefässe gebildet werden (Fig. 61). Durch Auswachsen der vier Mundecken entstehen die vier mit Papillen besetzten Mundarme. An der durch Claus (No. 3 u. 103) bekannt gewordenen Metamorphose der Ephyren von Rhizostoma interessirt uns besonders die Umwandlung des Mundstieles. Die verbreiterten Enden der vier Mundarme wachsen zu paarigen Gabellappen aus, wodurch die Anlage der 8 Mundarme gegeben erscheint, während durch einen ähnlichen Wachsthumsprocess an den Enden dieser die Anlagen der Dorsalcrispen des Unterarms entstehen. Die Anlagen der Schulterkrausen oder Scapuletten entstehen paarweise als papillenförmige Erhebungen in den 8 Radien und nehmen erst später eine adradiale Stellung ein (Claus). Nun verwachsen die ventralwärts umgeschlagenen Seitenränder der Arme mit einander, so dass aus den Armrinnen geschlossene Canäle hervorgehen, welche durch sog. Trichter, Wurzelmündchen, Oscula suctoria (ursprünglich Seitenfalten der Armränder) nach aussen münden. Als letzte Spur des durch Verwachsung geschlossenen Mundes finden wir die centrale Mundkreuz-Nath.

Ueber die Metamorphose einer Versuride (Stylorhiza punctata) ist durch v. Lendenfeld berichtet worden (No. 110).

Wir haben noch einige Organe zu besprechen, welche an jener Stelle zur Ausbildung kommen, die ursprünglich durch die vier sich rückbildenden Columellae bezeichnet war, d. h. in den Interradien. Es sind diess vor Allem die Gastralfilamente und das Genitalband. Von den Gastralfilamenten, welche ursprünglich als tentakelförmige Ausstülpungen an der Basis der Columellae sprossten (Fig. 57 *gf*), findet sich in den jüngsten Ephyren nur je eines in einem Interradius. Bald jedoch wird ihre Zahl vermehrt (Fig. 58 *gf*), und schliesslich stehen zahlreiche Filamente in einer meist bogenförmigen Linie, welche der Innenseite des sich nun entwickelnden und eine Falte der Gastralwand darstellenden Genitalbandes (Fig. 62 *G*) entspricht. Die Geschlechtsproducte entstehen aus Elementen der Wand dieser Falte und erlangen zwischen beiden Lamellen derselben ihre Reife (Fig. 62), um durch Dehiscenz der Wand in die Gastralhöhle und von hier durch den Mund nach aussen zu gelangen. Der unter dieser Falte gelegene, mit der Gastralhöhle communicirende Raum wird als Genitalsinus (Fig. 62 *Gs*) bezeichnet. Vielfach erleidet das meist hufeisenförmig gekrümmte Genitalband im Interradius eine Unterbrechung, so dass wir dann 8 paarweise den 4 Interradien zukommende, oft mehr oder weniger adradial gestellte Gonaden vorfinden, ein Verhalten, welches wahrscheinlich als das ursprüngliche betrachtet werden muss. Mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum der Gallerte, welche hauptsächlich den 4 Mundecken entsprechend zu mächtigen Pfeilern auswächst, kommt es zur immer deutlicheren Ausbildung einer Einstülpung der äusseren Körperoberfläche in der interradialen Region, welche als Subgenitalhöhle (Fig. 62 *S*) bezeichnet wird und in ihren ersten Anfängen vielleicht auf die Höhle der Septaltrichter zu beziehen ist. Während demnach die Körperwand der Meduse durch Anwachsen der Gallerte ringsum verstärkt wird, bleibt sie an dieser Stelle als ganz dünne Gastrogenitalmembran (Fig. 62 *Gm*) erhalten, welche bei vielen Formen (z. B. Pelagia) eine Tendenz zeigt, sich nach aussen bruchsackartig vorzuwölben, so dass auf diese Weise ein in den Subgenitalsinus hineinhängendes Genitalsäckchen (Gastrogenital-Tasche) zur Entwicklung kommt.

Während man aus dem Baue des ausgebildeten Genitalbandes auf eine Entwicklung desselben durch einfache Faltenbildung der subumbralen Magenwand schliessen möchte, hat sich durch die Untersuchungen von v. Lendenfeld und Hamann ergeben, dass die erste Anlage des Genitalbandes eine einfache Verdickung dieser Wand darstellt und dass erst später eine Abhebung dieser Verdickung in Form einer Falte stattfindet, indem von der distalen Seite her eine Einstülpung immer weiter vordringt, wodurch der Genitalsinus ausgebildet wird.

Allgemeines. Die Thatsache, dass an den Eiern der meisten Scyphomedusen sich zunächst ein Scyphistoma-Stadium entwickelt und dass dieses Stadium auch in der modificirten Pelagia-Entwicklung angedeutet erscheint (Goette), deutet darauf hin, dass wir uns die Stammform der Scyphozoen als einen festsitzenden, anthozoenähnlichen Polypen vorzustellen haben, welchem ursprünglich neben der Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung auch die der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung und Theilung zukam. Bei der Vermehrung durch Quertheilung musste das basale Stielende des getheilten Polypen einen neuen oralen Antheil reproduciren, während das losgelöste orale Theilstück

sich von der Stelle seiner Erzeugung fortzubewegen und einen neuen Anheftungspunkt aufzusuchen hatte. Bevor es sich aber festsetzen konnte, musste es den apikalen Theil des becherförmigen Körpers und den Stiel durch Wachsthumsvorgänge reproduciren, so dass auf diese Weise zum Schluss zwei dem Mutterthiere gleichgestaltete Individuen entstanden. In dieser Wanderung des einen Theilstücks war die Ursache für eine Umwandlung desselben nach der Richtung erhöhter Beweglichkeit gegeben, wodurch eine Scheidung zwischen der Form des festsitzenden Polypen und der der freibeweglichen Meduse angebahnt war. Es darf uns nach dem Gesagten nicht wundern, dass beide Formen durch allmähliche Uebergänge verbunden erscheinen; immerhin werden wir aber an der Scheidung zwischen diesen beiden Formzuständen theoretisch festzuhalten haben. Die Meduse ist demzufolge ein aus dem Scyphopolypen hervorgegangener, aber durch die Annahme einer freien Beweglichkeit höher entwickelter Formzustand der Scyphozoen, für den das Vorhandensein von Sinneskörpern und Randlappen und die höher ausgebildete Muskulatur der Subumbrella unter gleichzeitiger Vermehrung der elastischen Gallerte des Schirms characteristisch erscheinen.

In der Gruppe der Calycozoen kommt der Formzustand des Scyphopolypen zu seiner höchsten Ausbildung, während die Peromedusen als ursprünglichste Medusenform zu betrachten sind. Sie reproduciren noch die von den festsitzenden, polypenförmigen Ahnenformen überkommene hohe glockenförmige Gestalt des Schirms mit seiner apicalen, stielartigen Fortsetzung und schliessen sich durch die umfangreichen Septaltrichter den Scyphopolypen an, während die Ausbildung des Schirmrandes sie als Medusen kennzeichnet. Ihnen gegenüber erscheinen die Ephyropsiden und die ihnen entsprechende Larvenform der Ephyra als ein weiteres Stadium der Entwicklungsreihe, bei welchem der apicale hohe glockenförmige Theil des Schirms mit dem Stielrudiment verloren gegangen und die Septaltrichter rückgebildet sind. Als Rest der diesen entsprechenden Columellae haben wir wohl die bei den Ephyropsiden an der Aussenseite der Reihe der Gastralfilamente vorhandenen 4 interradialen Verwachsungsstellen (Septalknoten Haeckel) aufzufassen. Aus der Ephyraform leiten sich dann durch weitere Umbildungen die Semaeostomen und Rhizostomen ab.

Stellen wir uns vor, dass bei der oben supponirten festsitzenden Stammform eine Arbeitstheilung nach der Richtung eintrat, dass die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung den festsitzenden Scyphopolypenformen erhalten blieb, während die Erzeugung von Geschlechtsproducten auf die aus der Quertheilung hervorgegangenen freischwimmenden (Medusen-) Formen beschränkt wurde, so erklärt sich auf diese Weise die Entstehung der für die Scyphomedusen characteristischen Art des Generationswechsels.

Während man früher geneigt war, die Hydrozoa und Scyphomedusae in einer gemeinsamen Gruppe zusammenzufassen, hat in neuerer Zeit unsere Auffassung zu einer totalen Trennung dieser beiden Abtheilungen geführt. Diese Trennung wurde zunächst durch O. u. R. Hertwigs (No. 9) Lehre von der diphyletischen Entstehung der Medusenform und der Unterscheidung zwischen Ectocarpen und Entocarpen angebahnt. Wenn nun auch schon früher von verschiedenen Seiten, bes. von Claus (No. 102), auf das Vorhandensein oder den Mangel der Taeniolen als characteristische Unterschiede, die auch dem Polypen zukommen, Werth gelegt wurde, so ist doch erst durch Goette (No. 105) die scharfe

Trennung des Scyphopolypen vom Hydropolypen begründet worden. Dagegen haben die Beobachtungen Goette's, besonders die Entdeckung des ectodermalen Schlundrohres der Scyphistomen zu einer Annäherung dieser Gruppe an die Anthozoen geführt, so dass in neuerer Zeit im Anschlusse an Goette von verschiedenen Autoren (Lang, Hatschek) beide Gruppen als Scyphozoa vereinigt werden. Demgegenüber muss hervorgehoben werden, dass die Scyphopolypen durch den Besitz von Septaltrichtern und die ectodermale Entstehung der Längsmuskel von den Anthozoen sich trennen, wozu noch als weitere unterscheidende Merkmale die verschiedene Art der Entstehung der vier ersten Magentaschen und manche Unterschiede im histologischen Gesammtcharacter (stärkere Entwicklung des Mesodermgewebes bei den Anthozoen) kommen. Wenn wir demnach auch annehmen werden, dass Scyphomedusen und Anthozoen einer gemeinsamen polypoiden Ahnenform entstammen, welche bereits durch den Besitz des ectodermalen Schlundrohres ausgezeichnet war, so scheint doch die directe Vereinigung beider Gruppen noch nicht hinlänglich begründet.

Allgemeines über die Cnidaria.

Die Cnidaria stellen einen sehr einheitlichen, gut abgeschlossenen Stamm des Thierreiches dar. Wir nehmen an, dass die Grund- und Stammform, von der dieselben sich ableiten, ein der Hydra ähnlicher Polyp war, an dem die Hauptaxe dieselbe war, wie bei den vorhergehenden freischwimmenden Ahnenformen. Es lässt sich an demselben ein freier, oraler Pol und ein Anheftungspol unterscheiden. Letzterer entspricht dem vorderen Pole der freischwimmenden Ahnenformen. Der radiäre Typus im Bau der Cnidaria hat sich im Anschlusse an die festsitzende Lebensweise entwickelt, während secundär bei vielen Cnidaria in Folge der Stockbildung ein bilateral symmetrischer Typus zur Ausbildung gelangte. Es scheint, dass bereits die Stammform der Cnidaria den vierstrahlig radiären Bau zur Entwicklung brachte, so dass jene Formen, an denen durch die Anordnung der Tentakel keine bestimmten Nebenaxen zu erkennen sind, wie die Coryniden und Claviden eine secundäre Modification darstellen würden. Das Wachsthum der Cnidaria vollzieht sich häufig unter der typischen Form der Intercalation neuer Radien zwischen die schon vorhandenen (Hatschek).

Von dieser hydraähnlichen Stammform (Archhydra) leiten sich die Hydrozoa direct ab, während durch Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres und radiärer Septen aus derselben die gemeinsame Stammform der Anthozoa und Acraspeda sich entwickelte. Das Vorhandensein der Längsmuskel in diesen Septen deutet darauf hin, dass dieselben im Anschluss an die festsitzende Lebensweise zur Entwicklung kamen. Freilich treten in der ontogenetischen Reihenfolge die Septen vielfach vor der Festsetzung und vor der Ausbildung der Tentakel auf, woraus Goette auf eine als Scyphula bezeichnete gemeinsame Ahnenform der Anthozoen, Acraspeda und Ctenophoren geschlossen hat, welche bei freischwimmender Bewegungsweise durch den Besitz eines Schlundrohres und radiärer Septen ausgezeichnet war. Es ist jedoch möglich, dass die Ontogenese in dieser Hinsicht keine ursprünglichen Verhältnisse repräsentirt.

Die festsitzende Polypenform kehrt in der Ontogenese der meisten Cnidaria wieder. Sie repräsentirt bei den Anthozoen und Lucernarien

die Gestalt des ausgebildeten Thieres. Bei den Hydrozoa steht sie der Hydromeduse als gleichwerthig gegenüber, während sie bei den Acraspeda im Vergleiche zur hochentwickelten Medusenform mehr als Jugendzustand betrachtet werden muss. Manche Medusen (Trachomedusen, Pelagia) entwickeln sich direct aus freischwimmenden Larven zu Medusen (vgl. pag. 29 und 75). Aber auch hier lassen sich bestimmte Entwicklungszustände als modificirte polypoide Stadien auffassen.

Erst nachdem die Scheidung in Hydropolypen und Scyphopolypen sich vollzogen hatte, kam es in beiden Gruppen zur selbstständigen Entwicklung freischwimmender Geschlechtsformen (Medusen). Aus dem differenten Bau der Polypenformen und aus der selbstständigen Entwicklung erklären sich die Differenzen im Bau der Hydroid- und Scyphomedusen. Die Hydroidmeduse entwickelt sich als laterale Knospe, während die Strobilation der Scyphomedusen als Quertheilungsprocess aufzufassen ist. Die Meduse muss als ein Polyp aufgefasst werden, welcher zu freier Beweglichkeit gelangte und in Folge dessen gewisse Umwandlungen seiner Gestalt erfuhr. Die erste Ursache für die Entwicklung solcher Beweglichkeit haben wir in der Wanderung erkannt, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Theilung, Knospung) das sich loslösende Theilstück vor der neuen Festsetzung unternehmen muss.

Eine gegentheilige Auffassung, welche sich hauptsächlich auf das Vorkommen hypogenetischer Formen stützt und in diesen ursprünglichere Verhältnisse erblickt, geht von einer freischwimmenden, medusoiden Stammform aus, deren ebenfalls ursprünglich pelagisch lebende Larven secundär die festsitzende Lebensweise und die Fortpflanzung durch Knospung oder Theilung erworben hätten. Es wären demnach die Polypenformen als caenogenetisch eingeschobene Larvenzustände zu betrachten (C. Vogt No. 115, Brooks No. 17). Doch weist der gesammte Bau der Medusen zu deutlich auf eine ursprünglich festsitzende Ahnenform hin, als dass wir dieser Auffassung Raum geben könnten.

Bei der Frage nach jenen hypothetischen, freischwimmenden Ahnenformen, welche der festsitzenden hydraähnlichen Form vorausgingen, müssen wir zunächst an derartige Wesen denken, wie sie beispielsweise in der Ontogenie von Pelagia durch das Stadium der Gastrula invaginata repräsentirt sind, also an eine bewimperte, ovoide, freischwimmende Form, bei der durch Einstülpung vom hinteren Pole aus ein durch den Urmund nach aussen sich öffnender Urdarm gebildet war.

Es lässt sich leicht und ungezwungen erklären, wie eine ovoide, blastulaähnliche, heteropole Vorfahrenform dazukam, an ihrem hinteren Körperpole die ersten Anfänge der Urdarmeinstülpung zur Entwicklung zu bringen. An monaxonen, heteropolen Blastulalarven, welche man durch Wasser, in welchem sich Carminpartikelchen befinden, schwimmen lässt, kann man erkennen, dass durch die Bewegung der Larve diese Partikelchen von den vorderen und seitlichen Theilen weggeschleudert, dagegen an den hinteren Pol angedrängt werden. Hier war demnach der günstigste Platz für die Aufnahme von Nahrungspartikelchen, und durch eine Abflachung oder flache Einstülpung des hinteren Poles wurden diese günstigen Verhältnisse vermehrt. Der Urdarm war demnach in seinen ersten Anfängen ein Fangraum für Nahrungspartikelchen.

Wenn wir der Ansicht uns zuneigen, dass die hypothetische Ahnenform der Cnidaria der Gastrula invaginata ähnlich war, so müssen wir für die meisten Cnidaria eine secundäre Abänderung der Ontogonie annehmen. Denn die typische Larvenform der Cnidaria ist

die Planula, eine Form, an der wir ein bewimpertes Ectoderm und eine mehr oder weniger compacte Entodermmasse im Inneren erkennen können. Bei dieser Form ist die Nahrungsaufnahme unterdrückt. Sie dient ausschliesslich der Locomotion und der durch dieselbe bedingten Disseminirung der Art über ein grösseres Territorium. Bei festsitzenden Formen sind solche bewegliche Larvenzustände von grosser Bedeutung für die Erhaltung und Ausbreitung der Art. Im Interesse dieser Function erscheint die Urdarmhöhle an der Planula rückgebildet.

Es ist wahrscheinlich, dass der Uebergang von der freischwimmenden, gastrulaähnlichen Stammform zur festsitzenden Polypenform durch ein eingeschobenes, kriechendes Stadium vermittelt wurde, an welches die kriechenden Planulae mancher Formen (z. B. Lucernaria) erinnern würden.

Litteratur.

Cnidaria im Allgemeinen.

1. **Agassiz, A.** *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No. II. North American Acalephae. Cambridge U. S. 1865.*
2. **Agassiz, L.** *Contributions to the Natural-History of the United States of America. Boston 1860. Vol. 3 and 1862. Vol. 4.*
3. **Claus, C.** *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag u. Leipzig 1883.*
4. **Dalyell, J. G.** *Rare and Remarkable Animals of Scottland. London 1847.*
5. **Gegenbauer, C.** *Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854.*
6. **Grobben, C.** *Doliolum und sein Generationswechsel, nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden u. Trematoden. Arb. Zoolg. Inst. Wien 1882. 4. Bd.*
7. **Haeckel, E.** *Das System der Medusen. 2. Bd. Jena 1879.*
   Die Tiefseemedusen der Challenger-Reise u. der Organismus der Medusen. Jena 1881.
8. **Hertwig, O. u. R.** *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.*
9. **Hertwig, O. u. R.** *Die Actinien etc. Jen. Zeitschr. f. Nat. 13. Bd. 1879. 14. Bd. 1880.*
10. **Kowalevsky, A.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Nachr. kais. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntniss, d. Anthropologie u. Ethnographie. Moskau 1873 (1874). (Russisch.) Vgl. Jahresb. d. Anat. u. Phys. (Hoffmann u. Schwalbe) 1873.*
11. **Leuckart, R.** *Ueber den Polymorphismus der Individuen od. die Erscheinungen d. Arbeitstheilung in der Natur. Giessen 1851.*
12. **Metschnikoff, El.** *Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe. Wien 1886.*
13. **Metschnikoff, El.** *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*
14. **Steenstrup, J.** *Ueber den Generationswechsel o. d. Fortpflanzung u. Entwicklung durch wechselnde Generationen. Uebers. von Lorenzen. Kopenhagen 1842.*

Hydroidea.

15. **Allman, G. J.** *A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray Society 1871—1872.*
16. **Brooks, W. K.** *On the life history of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz. 7. Jg. 1884.*
17. **Brooks, W. K.** *The Life History of the Hydromedusae. A Discussion of the Origin of the Medusae and the Significance of Metagenesis. Mem. Boston. Soc. N. H. Vol. 3. p. 359. Taf. 37—44. 1886.*
18. **Brooks, W. K.** *The life-history of Epenthesis Mc Cradyi n. sp. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. 4. 1888.*
19. **Claus, C.** *Beiträge zur Kenntniss der Geryoniden- und Eucopiden-Entwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien etc. 4. Bd. 1882.*

20. **Claus, C.** *Entwicklung des Aequoriden-Eies. Zool. Anz. 5. Bd. 1882.*
21. **Conn, H. W.** *Development of Tubularia cristata. Zool. Anz. 5. Bd. 1882.*
22. **Ciamician, J.** *Ueber den feineren Bau u. die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
23. **Davidoff, M.** *Ueber Theilungsvorgänge bei Phialidium variabile Haeckel. Zool. Anz. 4. Jg. No. 98. 1881.*
24. **Dujardin, F.** *Mémoire sur le développement des Méduses etc. Ann. Sciences naturelles. III. Série. Tom. 4. 1845.*
25. **Fol, H.** *Die erste Entwicklung des Geryoniden-Eies. Jen. Zeitschr. 7. Bd. 1873.*
26. **Hamann, O.** *Beiträge zur Kenntniss der Medusen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
27. **Hamann, O.** *Der Organismus der Hydropolypen. Jen. Zeitschr. 15. Bd. 1882. p. 480 ff.*
28. **Haacke, W.** *Zur Blastologie der Gattung Hydra. Jen. Zeitschr. 14. Bd. 1880.*
29. **Hinks, Th.** *On the development of the Hydroid Polypes, Clavatella and Stauridia; with remarks etc. Brit. Assoc. Rep. 1861.*
30. **Hickson, S. J.** *On the sexual cells and the early stages in the development of Millepora plicata. With two pl. Philos. Transactions. R. Soc. London 1888.*
31. **Jung, H.** *Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von Hydra. Morph. Jahrb. 1882. 8. Bd.*
32. **Kleinenberg, N.** *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, Leipzig 1872.*
33. **Kerschner, L.** *Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zool. Anz. 3. Jg. 1880 No. 64. p. 454.*
34. **Koch, G. v.** *Vorl. Mittheilung über Coelenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 7. Bd. 1873.*
35. **Korotneff, A.** *Zur Kenntniss der Embryologie von Hydra. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
36. **Korotneff, A.** *Cunactantha and Gastrodes. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*
37. **Kölliker, A.** *Ueber Stomobrachium mirabile in Zeitschr. f. wiss. Zool. 4. Bd. 1853. p. 326.*
38. **Lendenfeld, R. v.** *Ueber eine eigenthümliche Art der Sprossenbildung bei Campanulariden. Zool. Anz. 6. Jg. 1883.*
39. **Lang, A.** *Gastroblasta Raffaelii, eine durch eine Art unvollständiger Theilung entstehende Medusen-Colonie. Jen. Zeitschr. 19. Bd. 1886 und 20. Bd. 1. Suppl. H.*
40. **Lovèn, S.** *Beiträge zur Kenntniss der Gattungen Campanularia u. Syncoryne. Arch. f. Naturgesch. 1837. 3. Jg. p. 249 u. 321. Übers.*
41. **Marshall, W.** *Ein neues Süsswasser-Coelenterat von Nordamerika, Microhydra Ryderi Pott. Biol. Centralbl. 6. Bd. p. 8. 1886—87.*
42. **Metschnikoff, El.** *Vergl. embryologische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.*
43. **Mérejkowsky, C. de.** *Histoire du développement de la Méduse Obelia. Bull. Soc. Z. france Vol. 8. 1883.*
44. **Moseley, H. N.** *On the structure of the Stylasteridae. Phil. Trans. 1878.*
45. **Müller, Joh.** *Ueber eine eigenthümliche Meduse des Mittelmeeres und ihren Jugendzustand. Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.*
46. **Schulze, F. E.** *Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig. 1871.*
47. **Tichomiroff, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebhaber der Naturwissensch., Anthrop. u. Ethn. Moskau 1887.*
48. **Ussow, M.** *Eine neue Form von Süsswasser-Coelenteraten. Morph. Jahrb. 12. Bd. 1887.*
49. **Weismann, A.** *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich als Beitrag zur Kenntniss des Baues u. der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena. 1883.*
50. **Weismann, A.** *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen im Biol. Centralbl. 4. Bd. 1884.*
51. **Wilson, H. V.** *The structure of Cunoctantha octonaria in the adult and laval stages Stud. Biol. Labr. J. Hopkins Univ. Vol. 4. 1886.*

Siphonophora.

52. **Agassiz, Al.** *Exploration of the Surface Fauna of the Gulf-Stream ect. The Porpitidae and Velellidae. Mem. Mus. Harvard Coll. Cambridge. Vol. 8. 1883.*
53. **Bedot, M.** *Notice sur le développement des Vélelles. Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève (3). Tom. 13. 1885.*
54. **Chun, C.** *Ueber die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1882.*
55. **Chun, C.** *Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. II. Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1885.*

56. **Chun, C.** *Ueber den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren. Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1886.*
57. **Chun, C.** *Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1888.*
58. **Chun, C.** *Zur Morphologie der Siphonophoren. Zool. Anz. 10. Jg. 1887.*
59. **Claus, C.** *Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren. Zeitschr. Wiss. Zool. 12. Bd. 1863.*
60. **Claus, C.** *Ueber die Abstammung der Diplophysen und über eine neue Gruppe der Diphyiden. Göttinger Nachrichten. 1873.*
61. **Claus, C.** *Die Gattung Monophyes und ihr Abkömmling Diplophysa. Schr. zool. Inhalts. Wien. 1874.*
62. **Claus, C.** *Ueber Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arb. Wien. Inst. 1. Bd. 1878.*
63. **Claus, C.** *Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden, sowie über den phylogenet. Entwicklungsgang der Siphonophoren. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1883.*
64. **Claus, C.** *Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden ect. Zool. Anz. 8. Jg. 1885.*
65. **Claus, C.** *Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetischer Ableitung. Arb. Zool. Inst. Wien. 8. Bd. 1889.*
66. **Fewkes, J. W.** *On the development of Agalma. Bull. Mus. Harvard College. Vol. 11. 1885.*
67. **Gegenbaur, C.** *Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.*
68. **Haeckel, E.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht. 1869.*
69. **Haeckel, E.** *System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.*
70. **Haeckel, E.** *Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger etc. Chall. Rep. 28. Bd. 1888.*
71. **Korotneff, A.** *Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Station. Neapel. 5. Bd. 1884.*

Anthozoa.

72. **Agassiz, A.** *On Arachnactis brachiolata, a species of floating actinia etc. Journ. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. 7. 1863.*
73. **Andres, A.** *Intorno alla scissiparità delle Actinie. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
74. **Blochmann, F. u. Hilger, C.** *Ueber Gonactinia prolifera Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Actinie. Morph. Jahrb. 13. Bd. 1888.*
75. **Faurot.** *Sur l'Adamsia palliata. Compt. Rend. Tom. 101. 1885.*
76. **Haacke, W.** *Zur Blastologie der Korallen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 13. Bd. 1879.*
77. **Haddon, A. C.** *On Larval Actiniae parasitic on Hydromedusae at St. Andrews. Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 2. 1888.*
78. **Haeckel, E.** *Arabische Korallen. Berlin 1875.*
79. **Hertwig, R.** *Die Actinien der Challengerexpedition. Jena 1882.*
80. **Jourdan, E.** *Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 10. 1879—1880.*
81. **Jungersen, H. F. E.** *Ueber Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea L. Zeitschr. Wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*
82. **Kowalevsky, A. et Marion, A. F.** *Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Vol. 1. 1883. Vorl. Mitth. Zool. Anz. 1879. No. 38.*
83. **Koch, G. v.** *Das Skelet der Alcyonarien. Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.*
84. **Koch, G. v.** *Ueber die Entwicklung des Kalkskelets von Astroides calycularis etc. Morph. Jahrb. 8. Bd. 1882.*
85. **Koch, G. v.** *Die morphologische Bedeutung des Korallenskelets. Biol. Centralbl. 2. Bd. 1882.*
86. **Koch, G. v.** *Entwicklung des Kalkskelets von Astroides calycularis. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
87. **Koch, G. v.** *Die Gorgoniden des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 15. 1887.*
88. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire naturelle du Corail. Paris 1864.*
89. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Développement des Coralliaires. Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872. Vol. 2. 1873.*
90. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Sur le développement des Pennatules (Pennatula grisea) etc. Compt. Rend. Tom. 104. 1887.*

91. **Mc Murrich J. Playfair.** *On the occurrence of an Edwardsia Stage in the free-swimming Embryos of a Hexactinian. John Hopkins Univ. Circul. Baltimore. Vol. 8. 1889.*
92. **Semper, C.** *Ueber Generationswechsel bei Steincorallen etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*
93. **Semper, C.** *Ueber einige tropische Larvenformen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867.*
94. **Studer, Th.** *Knospung und Theilung der Madreporaria. Mitth. d. Berner Nat. Gesellschaft. 1880.*
95. **Studer, Th.** *Ueber scheinbare Knospen von Herpetolitha limax. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin. 1880.*
96. **Vogt, C.** *Les genres Arachnactis et Cerianthus. Arch. de Biologie. Tom. 8. 1888.*
97. **Wilson, E. B.** *The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 5. Bd. 1884.*
98. **Wilson, E. B.** *The development of Renilla. Phil. Transact. Vol. 174. 1884.*
99. **Wilson, H. V.** *Development of Manicinia areolata. Journal of Morphology. Vol. 2. 1889.*

Scyphomedusae.

100. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mém. Acad. Roy. Bruxelles. 36. Bd. 1866.*
101. **Bergh, R. S.** *Bemaerkninger om Udviklingen af Lucernaria. Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren i Kbhven. 1888.*
102. **Claus, C.** *Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. Acad. d. Wiss. Wien. 38. Bd. 1877.*
103. **Claus, C.** *Die Ephyren von Cotylorhiza und Rhizostoma und ihre Entwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*
104. **Claus, C.** *Ueber die Classification der Medusen mit Rücksicht auf die Stellung der sog. Peromedusen etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. Bd. 1888.*
105. **Goette, A.** *Abh. zur Entwickl.-Gesch. d. Th. 4. Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. Hamburg u. Leipzig. 1887.*
106. **Haacke, W.** *Die Scyphomedusen des St. Vincent-Golfes. Jen. Zeitschr. 20. Bd. u. Zool. Anz. 1886.*
107. **Haeckel, E.** *Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Jena. 1881.*
108. **Kowalevsky, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Lucernaria. Zool. Anz. 7. Jg. 1884.*
109. **Krohn, A.** *Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der Pelagia noctiluca. Müll. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.*
110. **Lendenfeld, R. v.** *Zur Metamorphose der Rhizostomen. Zool. Anz. 7. Jg. 1884.*
111. **Noschin.** *Bull. Acad. Imp. Pétersbourg. Tom. 8. 1865. Abgedr. in Mélang. biolog. 1866. Tom. 5.*
112. **Sars, M.** *Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und Cyanea capillata. Arch. f. Naturg. 7. Bd. 1841.*
113. **Schneider, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita. Arch. f. Micr. Anat. 6. Bd. 1870.*
114. **Siebold, C. Th. v.** *Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. 3. 1839.*
115. **Vogt, C.** *Sur un nouveau genre de médusaire sessile, Lipkea Ruspoliana C. V. Genève 1887. Mém. Inst. Nat. Genevois. Tom. 17.*

III. Capitel.

CTENOPHOREN.

Tectonik. Am Körper der Rippenquallen lässt sich eine Hauptaxe erkennen, deren Pole durch die Lage der Mundöffnung einerseits und durch den am Scheitel befindlichen Sinneskörper andererseits gekennzeichnet sind. Senkrecht auf diese Hauptaxe sind zwei im Kreuz gestellte Nebenaxen erkennbar, welche von ungleicher Länge und durch ungleichartige in ihre Richtung fallende Organe von einander unterschieden sind. Die durch die eine dieser beiden Nebenaxen und durch

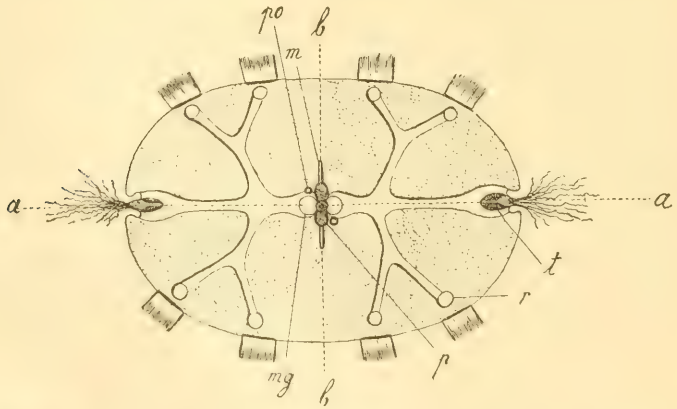


Fig. 63. Mertensia-Stadium von Eucharis multicornis vom Sinnespol aus gesehen (nach Chun). Schematisch.

aa Transversalaxe, *bb* Sagittalaxe, *m* Magen, *po* Excretionsporen, *p* Polplatten des apicalen Sinnesorgans, *t* Tentakelapparat, *mg* Magengefässe und *r* Meridionalgefässe im Querschnitt.

die Hauptaxe gegebene Ebene bezeichnen wir mit Claus (No. 4) als die Lateral- oder Transversalebene (Fig. 63 *aa*), weil in dieselbe die Senkfäden zu liegen kommen und dadurch ein Vergleich mit den Seitentheilen des Körpers der Bilaterien gestattet ist. Dieselbe Ebene wird auch nach Chun (No. 3) als Trichterebene bezeichnet, weil der als Trichter bezeichnete Theil des Gastrocanalsystems nach dieser Richtung seine Hauptausdehnung gewinnt. Entsprechend dem obenerwähnten Vergleich mit den Bilaterien wird die der anderen

Nebenaxe entsprechende Ebene als Sagittalebene (Fig. 63 *b b*) bezeichnet oder nach Chun wegen der in diese Richtung fallenden Ausdehnung des Magens als Magenebene. Durch diese beiden Ebenen wird der Körper der Ctenophoren in vier Quadranten getheilt, von denen jedoch nicht alle unter einander congruent sind, wie diess bei vierstrahligen Radiärthieren der Fall ist, sondern nur je zwei diagonal gegenüberliegende, während jeder Quadrant dem benachbarten spiegelbildlich gleich ist. Da nun bei Radiärthieren jedes radiäre Theilstück (Antimer) durch die Ebene des ihm zukommenden Radius in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt wird, so ergiebt sich, dass bei den Ctenophoren jeder Quadrant nur der Hälfte eines solchen radialen Theilstücks entpricht und sich erst durch Hinzukommen eines zweiten anliegenden Quadranten zu einem vollen Antimer ergänzt. Die Ctenophoren sind demnach zweistrahlig radiäre Thiere (Fr. Müller, Claus). Hierbei ist es unmöglich zu entscheiden, aber auch ohne Bedeutung, ob wir die Radien der Sagittalebene als Perradien und die der Transversalebene als Interradien zu bezeichnen haben, oder umgekehrt. Durch ungleiche Entwicklung der in der Ebene einer Nebenaxe gelegenen Organe kann der zweistrahlig-radiäre Bau in den bilateral-symmetrischen übergehen (z. B. bei der als Thoë paradoxa bezeichneten Larvenform durch Entwicklung eines einzigen Senkfadens).

Eine gewisse Störung erleidet die bilaterale Symmetrie zweier benachbarter Quadranten des Ctenophorenleibes durch die Lagerung der beiden Excretionsporen. Der Trichter öffnet sich nämlich nach aussen durch zwei in der Nähe des Scheitelpoles gelegene Oeffnungen (Fig. 63 *po*), welche nur in zwei diagonal gegenüberliegenden Quadranten gelegen sind. Diese Störung ist wohl nur durch Rückbildung zweier Poren zu erklären, da ursprünglich wahrscheinlich in jedem Quadranten ein Porus, daher im Ganzen 4 Poren vorhanden waren, ein Verhalten, welches sich nach R. Hertwig (No. 12, pag. 318) bei Callianira bialata erhalten hat. An dem zweistrahlig radiären Bauplan der Ctenophoren wird durch diese asymmetrische Entwicklung der Excretionsporen im Wesentlichen Nichts geändert, wie wir beispielsweise bei Bilaterien häufig ein Organ asymmetrisch sich entwickeln sehen, ohne dass desshalb der bilaterale Typus aufgehoben erschiene (Claus).

Wenn wir die eine der beiden Kreuzaxen als Perradius, die andere als Interradius in Anspruch nehmen, so müssen wir in Uebereinstimmung mit der oben (pag. 68) für Medusen verwandten Terminologie die zwischen dieselben fallenden Radien, durch welche jeder Quadrant halbirt wird, als Adradien bezeichnen, während die zwischen den Adradien und den Kreuzaxen liegenden 8 Radien als Subradien eingeführt werden sollen. Den letzteren würden der Lage nach die 8 Rippen ungefähr entsprechen und von diesen wollen wir, dem Vorschlage von Claus (No. 4) folgend, die der Sagittalebene zunächst liegenden als subsagittale, die der Transversalebene näherstehenden dagegen als subtransversale bezeichnen.

Embryonalentwicklung. Die Embryonalentwicklung der Ctenophorenist vor Allem durch Allman (No. 2), Kowalevsky (No. 15), Fol (No. 7), A. Agassiz (No. 1), Chun (No. 3) und Metschnikoff (No. 16) bekannt geworden. Sie verläuft bei den verschiedenen Arten in ziemlich übereinstimmender Weise.

Die Rippenquallen sind hermaphroditisch. Die Erzeugung von Geschlechtsproducten geht stellenweise das ganze Jahr hindurch vor sich, wie in Neapel, während sie in nördlicheren Meeren (Triest, nordamericanische Küste) auf die Sommermonate beschränkt ist. Die Eier werden in den

meisten Fällen einzeln abgelegt und im Seewasser befruchtet; doch wurde für einige Formen die Ablage der Eier in Schnüren zu ungefähr je 10 Stück behauptet (Pleurobrachia Flem. nach Kowalevsky, Bolina nach A. Agassiz).

Die Eier der Ctenophoren (Fig. 64) sind von einem zarten, structurlosen Häutchen (Dottermembran) umhüllt, welches von der Oberfläche des Eies ziemlich weit absteht (Fig. 64 *d*). Der dadurch entstehende Zwischenraum ist von einer transparenten Gallerte erfüllt, in welcher das eigentliche Ei so eingebettet liegt, dass es stets ziemlich in die Mitte zu liegen kommt. Der Bau des letzteren erinnert an die Eier der Siphonophoren, Geryoniden etc. Wir können eine aus Bildungsdotter bestehende, oberflächliche Rinde (Exoplasma *ek*) und ein das Innere erfüllendes Endoplasma (*en*) unterscheiden. Das letztere erscheint wie schaumig, indem eine grosse Anzahl von kugeligen Vacuolen sich vorfinden, zwischen denen nur ein spärliches Netz- und Maschenwerk von Protoplasma (Bildungsdotter) übrig bleibt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese kugeligen Vacuolen sämmtlich von einer homogenen, wenig lichtbrechenden Masse erfüllt sind, welcher im Wesentlichen die Eigenschaften des Nahrungsdotters zukommen. Wir werden daher im Folgenden gelegentlich das gesammte Endoplasma schlechthin als Nahrungsdottermasse bezeichnen. In der oberflächlichen Exoplasma-Rinde findet sich das Keimbläschen.

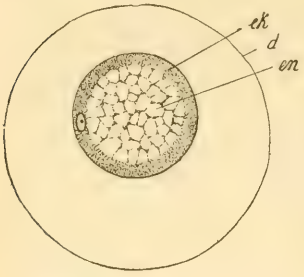


Fig. 64. Ei von Lampetia Pancerina (nach Chun). *ek* Ectoplasma, *en* Endoplasma, *d* Dotterhäutchen.

Wenngleich die Furchung bei den Ctenophoren, wie wir sehen werden, ihre Besonderheiten aufweist, so können wir sie doch im Allgemeinen als totale, inäquale Furchung bezeichnen, welche zur Bildung einer epibolischen oder Umwachsungsgastrula führt. Doch wird dieser letztere Typus der Gastrulation nicht ganz rein eingehalten, da zum Schlusse noch ein Einstülpungsvorgang sich an der Versenkung des Entoderms ins Innere des Embryos betheiligt.

Die ersten auftretenden Furchen sind als meridionale zu bezeichnen, insoferne sie in der Richtung der späteren Längsaxe vom animalen zum vegetativen Pole durchschneiden. Durch die erste dieser Furchen wird das Ei in zwei gleiche Hälften zerlegt (Fig. 65 *A*); durch die zweite ebenfalls meridional verlaufende, auf die erste senkrecht stehende Furche entstehen 4, im Kreuz gestellte Furchungskugeln (Fig. 65 *B, F*), welche mit Rücksicht auf den daraus hervorgehenden Embryo in der Weise orientirt sind, dass je eine Furchungskugel je einem Quadranten des Embryos entspricht (Fol No. 7). Der dritte Furchungact führt zum Auftreten weiterer meridionaler Furchen, welche, wie die punktirte Linie in Fig. 65 *F* andeutet, gegen die bisherigen um 45° Grad verschoben sind. Würde diese Furchung in der angedeuteten Weise regelmässig verlaufen, so würden daraus acht gleich grosse, in einer Ebene gelegene Furchungskugeln resultiren. Dagegen zeigt das achtzellige Stadium eine bei allen Ctenophoren wiederkehrende, und für die weitere Gestaltung des Embryos wichtige Abweichung von dieser Regelmässigkeit. Es sind nämlich die nun auftretenden Furchen in der Weise verschoben, dass, wie diess durch die punktirten Linien in Fig. 65 *G* angedeutet ist, jede

Furchungskugel in eine grössere und eine kleinere Hälfte zertheilt wird. Was uns hiebei am meisten in die Augen fällt, ist, dass durch die regelmässig paarweise Anordnung der 4 kleineren Furchungskugeln bereits eine Differenz zwischen den beiden Kreuzaxen (Nebenaxen) des Embryos zu erkennen ist, so dass schon in diesem Stadium der zweistrahlig-radiäre Bau deutlich hervortritt. Und zwar entspricht nach Fol (No. 7) der längere der beiden Durchmesser dem transversalen, der kürzere dem sagittalen. Die Transversalebene (Trichter- oder Tentakelebene) trennt demnach den Embryo in zwei Reihen von je 4 Zellen, wie eine solche in Fig. 65 *D* dargestellt ist. Eine weitere Eigenthümlichkeit dieses Stadiums besteht darin, dass die 8 Zellen desselben nicht mehr vollständig in einer Ebene gelagert sind, sondern dass die kleineren, lateralwärts gelegenen Zellen in ein höheres Niveau rücken, wodurch,

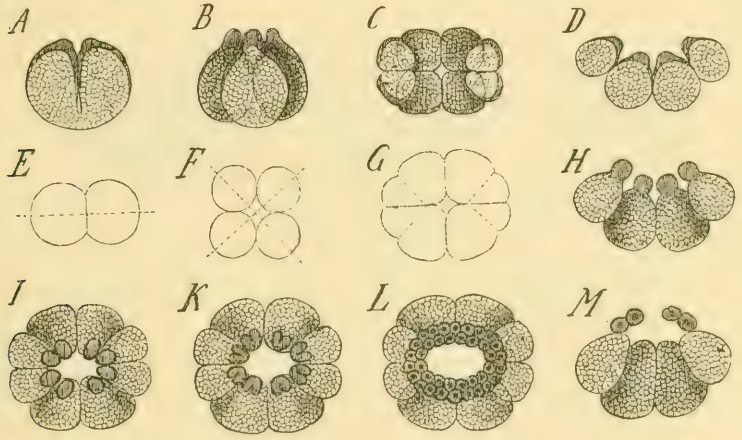


Fig. 65. Schematische Darstellung der Furchung der Ctenophoren unter Zugrundelage der Abbildungen von A. Agassiz.

A Stadium der Zweitheilung, *B* vierzelliges Stadium von der Seite, *C* achtzelliges Stadium von oben gesehen, *D* dasselbe im transversalen Durchschnitt, *E* zweizelliges Stadium von oben, *F* vierzelliges Stadium von oben, *G* Schema der nun folgenden Furchung, *H* Uebergang zum 16zelligen Stadium, *I* dasselbe von oben, *KL* weiterfolgende Stadien mit Vermehrung der Mikromeren, *M* ein solches im Durchschnitt.

wie in Fig. 65 *C* und *D* ersichtlich, die ganze Anlage einigermassen körbchenförmig wird. Dadurch ist auch bereits eine Differenz der beiden Pole der Hauptaxe gekennzeichnet, und zwar entspricht die Concavität der körbchenförmigen Anlage nach Metschnikoff (No. 16) dem sog. oberen oder späteren Sinnespol. Ausserdem soll auch ein histologischer Unterschied zwischen den 4 kleineren und grösseren Furchungskugeln dieses Stadiums zu bemerken sein, insoferne eine grössere Menge Exoplasmas in die Bildung der kleineren Furchungskugeln einbezogen werde.

Wir haben die bisher auftretenden Furchen als meridionale bezeichnet, weil sie mit der Hauptaxe gleichen Verlauf hatten. Die nun auftretende steht dagegen zur Hauptaxe senkrecht (Fig. 65 *H*) und muss demnach als äquatoriale Furche angesprochen werden. Es sammelt sich nämlich der Bildungsdotter in den oberen Parthieen der 8 Furchungskugeln an und schnürt sich in der Form von kleinen Zellen ab (Fig. 65 *H*), so dass wir dadurch ein aus 8 Mikromeren und 8 fast bloss aus Nahrungs-

dotter bestehenden Makromeren zusammengesetztes Stadium (Fig. 65 *I*) erhalten. Da in vielen Fällen die Zellen des Embryos in diesem Stadium in der Mitte auseinanderweichen, so wird die Anlage eine ringförmige, indem ein Ring von 8 Mikromeren einem grösseren von 8 Makromeren aufliegt. Die im Centrum gebildete Höhle, welche ähnlich wie bei dem 8 und 16zelligen Stadium von Sycandra raphanus nach oben und unten geöffnet ist, müssen wir als Furchungshöhle (Blastocoel) bezeichnen.

Im weiteren Verlaufe erfolgt nun eine rapide Vermehrung der Mikromeren und zwar einerseits durch Theilung der bereits vorhandenen (Fig. 65 *K*), andererseits durch Abschnürung neuer Mikromeren von den darunterliegenden Makromeren (Fig. 66 *B* und *C*). Auf diese Weise wird die ringförmige Zellmasse der Mikromeren stetig verbreitert, und sitzt dieselbe schliesslich wie eine Haube der Masse der Makromeren auf, dieselben von oben bedeckend (Fig. 65 *M*, Fig. 66 *B* und *C*).

Fig. 66. Drei Furchenstadien eines Ctenophoreneies. (Schematisch.) *mi* Mikromeren, *ma* Makromeren. (Aus Lang's Lehrbuch.)

Diese mützenförmige, aus Mikromeren bestehende Anlage können wir von nun an, ihrer Bestimmung nach, als Ectoderm in Anspruch nehmen. Sie breitet sich vor Allem durch fortschreitendes Wachsthum ihrer Randpartheen immer mehr aus, so dass sie bald nicht nur die oberen Partheen, sondern auch die seitlichen Partheen der Makromerenmasse überkleidet (Fig. 66 *C* und 67 *A*). Dadurch rückt die letztere immer mehr und mehr in das Innere des Embryo's, so dass wir hier eine zweischichtige Embryonalform (Gastrula) auf dem Wege der Umwachsung oder Epibolie zu Stande kommen sehen. Vielfach geht das Vorwachsen des Ectodermrandes nicht ringsum gleichmässig vor sich, sondern es zeigt sich zunächst entsprechend den 4 Radien ein stärkeres Randwachsthum. Schliesslich zeigen sich die Makromeren auf allen Seiten vom Ectoderm bedeckt mit Ausnahme der unteren Fläche, an welcher das Ectoderm noch eine grosse, runde Lücke aufweist (Fig. 67 *A*), die wir als Gastrulamund oder Blastoporus bezeichnen können. Bisher war die Production von Elementen des Ectoderms die vorherrschende Thätigkeit des Embryos. Die Makromeren waren daran nur insofern betheiligt, als auch sie beständig durch Knospung von ihrer Oberfläche neue Ectodermelemente lieferten. Wenn nun das zuletzt erwähnte Stadium erreicht ist, so hört diese Art der Vermehrung des Ectoderms auf und die Makromeren werden von nun an nach einer andern Richtung thätig. Gegenüber der beträchtlichen Vermehrung der Ectodermzellen ist es auffallend, dass die 8 Makromeren bisher keine Vermehrung ihrer Zahl erlitten haben. Nun aber beginnen sie sich zu theilen, so dass wir Stadien mit 12 und dann mit 16 Makromeren beobachten können. Weiterhin wird die Theilung der Makromeren unregelmässig. Inzwischen hat sich auch die körbchenförmige Anordnung der Makromeren verwischt, und dieselben bilden nun eine mehr kuchenförmige Masse (Fig. 67 *A*). —

Wir haben die Mikromeren als Ectoderm bezeichnet. Für die Makromeren konnten wir bisher die Bezeichnung als Entoderm nicht einführen, einerseits weil sie ja noch immer Theile enthielten, welche durch Knospung abgeschnürt und dem Ectoderm zugeführt wurden, andererseits weil sie, wie wir durch Metschnikoff (No. 16) wissen, bestimmt sind, auch die Elemente des Mesoderms zu liefern. In dem vorliegenden Stadium nämlich (Fig. 67 *A*) vollzieht sich eine neue Abschnürung kleiner Elemente (*me*) von den Makromeren, welche wir als Mesodermzellen bezeichnen können. Dieselben bilden ursprünglich eine Zellplatte, welche der unteren, freien, noch nicht vom Ectoderm bedeckten Fläche der Makromeren anliegt. Aber in den nun folgenden Stadien (Fig. 67 *B* und *C*) vollziehen sich einige wichtige Veränderungen, durch welche diese Anlage bald in das Innere des Embryos gelangt. Wir müssen hiebei unser Augenmerk zunächst auf den oberen Pol des Embryos (Fig. 67 *A*) lenken. Hier weist das Ectoderm noch immer eine kleine Lücke auf, welche in früheren Stadien (Fig. 66 *B* und *C*) noch mächtiger war und auf die innere Umrandung des Mikromerenringes

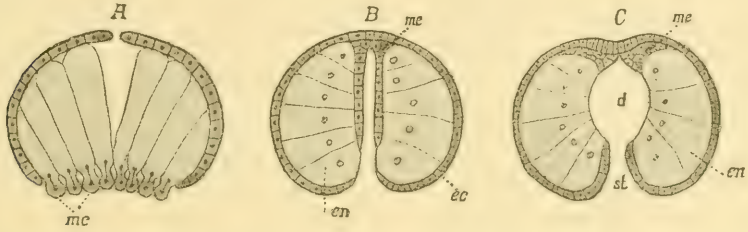


Fig. 67. Drei Embryonen von Callianira bialata im transversalen Durchschnitt, schematisch (nach Metschnikoff aus Lang's Lehrbuch).

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Magenanlage).

(Fig. 65 *J*, *K*, *L*) zurückzuführen ist. Diese Lücke steht im Stadium der Fig. 67 *A* noch im Zusammenhang mit einer zwischen den Makromeren befindlichen Höhlung, in welcher wir den Rest der Furchungshöhle erkennen. Sowohl die Furchungshöhle, als auch die obere, von manchen Autoren fälschlich als Blastoporus in Anspruch genommene Lücke im Ectoderm verschwinden nun, indem sich die benachbarten Zellen dicht aneinanderschliessen. Gleichzeitig vollzieht sich eine Einstülpung der unteren Fläche der Makromeren und der dieser anliegenden Mesodermplatte (*me*), durch welche eine nach unten sich öffnende Höhlung (Gastralhöhle) gebildet wird, deren unterer Abschnitt von Entodermzellen, deren oberer von Mesodermelementen ausgekleidet ist (Fig. 67 B). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erweitert sich diese Höhle (Fig. 67 *C*, *d*), während die Mesodermelemente immer weiter nach oben rücken und sich endlich an der inneren Fläche des Ectoderms plattenförmig ausbreiten (Fig. 67 *C*, *me*). Indess hat die Umwachsung von Seite des Ectoderms immer weitere Fortschritte gemacht. Dasselbe bedeckt nun auch schon nicht nur die untere Seite des Embryos, sondern wächst auch in das Innere der Gastralhöhle vor, so dass eine mit dem Schlundrohr der Anthozoen zu vergleichende Einstülpung des Ectoderms (Fig. 67 *C*, *st*) zu Stande kommt, aus welcher sich später der sog. Magen der Ctenophoren entwickelt.

Die Angaben der einzelnen Autoren über die ersten Stadien der Furchung stimmen im Wesentlichen unter einander überein. Dagegen weichen sie hinsichtlich der späteren Stadien und vor Allem hinsichtlich der Orientirung des Embryos ziemlich von einander ab. Es handelt sich um die Bestimmung der Pole der Hauptaxe. Wenn wir in früheren Stadien jenen Pol, der in unseren Abbildungen als der obere erscheint, als den Pol der Mikromeren und den entgegengesetzten als den der Makromeren bezeichnen, so gilt als strittiger Punkt, ob der Pol der Mikromeren zum späteren Sinnespol, der der Makromeren zum späteren Mundpol wird oder nicht. Wir haben uns hier an die Darstellung Metschnikoff's (No. 16), mit welcher Kowalevsky in seiner späteren Abhandlung (Litt. Cnidar. No. 10) übereinstimmt, gehalten, weil eine solche Orientirung durch den Vergleich mit inäqual sich furchenden und epibolisch sich weiterentwickelnden Eiern von Würmern und Mollusken wahrscheinlich wird, und hiedurch eine Homologisirung des Sinneskörpers der Ctenophoren mit der Scheitelplatte dieser Formen angebahnt erscheint.

Die Entwicklung aller Rippenquallen in den bisher beschriebenen Stadien scheint sehr übereinstimmend abzulaufen. Nur Lampetia Pancerina scheint nach Chun (No. 3) einige Eigenthümlichkeiten für sich in Anspruch zu nehmen, so vor Allem durch das Vorhandensein eines 16zelligen, streng vierstrahlig radiär gebauten Stadiums etc.

Der Embryo hat nun ungefähr rundliche Körperform angenommen (Fig. 67 *C*). Doch sind die beiden Enden der Hauptaxe durch eine seichte Einziehung gekennzeichnet. Bei einer Betrachtung des Embryos von oben erkennt man, dass die transversale Axe an Länge noch immer über die sagittale überwiegt. Von nun an macht sich vor Allem ein Wachsthum nach der Richtung der Hauptaxe geltend (Fig. 68). Der Embryo wird dadurch gestreckter. Da gleichzeitig hauptsächlich durch die Entwicklung des Tentakelapparates das obere Körperende an Mächtigkeit gewinnt, so kommt eine birnförmige oder herzförmige Gestalt zur Ausbildung (Fig. 70 *A*).

Hand in Hand mit diesen Umbildungen der Form geht die Differenzirung der für die Ctenophoren characteristischen Ectodermbildungen: des Tentakelapparates, der Wimperplättchen und des apicalen Sinnesorganes. Frühzeitig machen sich schon in der oberen Körperhälfte zwei in der Transversalebene einander gegenüberliegende Ectodermverdickungen (Fig. 68 *t*) bemerkbar, im Bereich welcher eine so ausgiebige Vermehrung der Ectodermzellen erfolgt, dass dieselben daselbst mehrschichtig werden. Diese beiden verdickten Felder bilden die Anlage des sog. Tentakelbodens (Fig. 69 *B*, *tb*). Bald erhebt sich im Bereich desselben eine als Tentakelstiel (Fig. 69 *B*, *ts*) bezeichnete Firste, aus welcher die Anlage des eigentlichen Fangfadens (*t*) erwächst. Gleichzeitig mit der ersten Anlage des Tentakelapparates zeichnen sich vier adradial gelegene Zellreihen durch ihre rege Proliferation aus. Diese Zellen bedecken sich mit anfangs feinen und kurzen Wimpern, welche langsam hin und her zu schlagen beginnen und bald unter einander verkleben, wodurch die Schwimmplättchen (Fig. 68 *r*) gebildet werden. Es entstehen auf diese Weise auf jeder der 4 Anlagen zwei Reihen von Schwimmplättchen, so dass in diesen ersten Stadien die 8 Rippen paarweise einander genähert erscheinen. Ursprünglich weist jede Rippe nur sehr wenige (meist 4—6) Schwimmplättchen auf, und erst nach dem Verlassen der Eihüllen wird ihre Zahl in der Regel vermehrt. Die Schwimmplättchen sind, wie gezeigt wurde, auf verschmolzene Wimpern

zurückzuführen; sie sind höhere Differenzirungen eines den Ahnenformen der Ctenophoren zuzuschreibenden continuirlichen Wimperkleides. In dieser Hinsicht ist es von Interesse, dass es Chun (No. 3) möglich war, an dem Embryo von Eucharis multicornis eine feine, die ganze Oberfläche bedeckende Bewimperung nachzuweisen. Von dieser erhalten sich zeitlebens nur 8 feine, meridionale Wimperreihen, welche von den Schwimmplättchenreihen zum oberen Körperpole verlaufen und die Verbindung mit dem daselbst gelegenen Sinneskörper herstellen. Auch dieses vielleicht als Centrum des Nervensystems aufzufassende apicale Sinnesorgan entwickelt sich aus einer Verdickung des Ectoderms (Fig. 68). In einzelnen dieser Zellen werden die anfangs kleinen, später an Grösse zunehmenden Otolithen gebildet, welche schliesslich nach oben ausgestossen werden, um den auf 4 S-förmigen Federn (Cilien) suspendirten

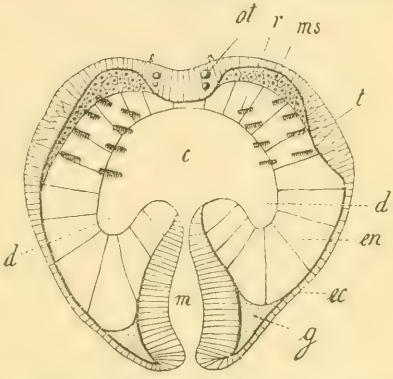


Fig. 68. Schema eines Ctenophorenembryos zur Zeit der Bildung der Entodermsäcke. Sämmtliche Organe im transversalen Durchschnitt; nur die Anlage der Wimperplättchen *r* entspricht der Oberflächenansicht.

ot Otolithen, *t* Anlage des Tentakelapparates, *ms* Mesoderm, *en* Entoderm, *ec* Ectoderm, *g* Gallerte, *m* Magen, *c* centrale Darmhöhle, *d* Divertikel derselben (Anlage der Entodermsäcke).

Otolithenhaufen zusammenzusetzen. In vielen Fällen werden die ersten Otolithen im Epithel in 4 Gruppen, entsprechend den einzelnen Quadranten des Ctenophorenkörpers, angelegt (A. Agassiz, Fol). Das über dem Sinnesorgan entwickelte glockenförmige Gehäuse entsteht ähnlich den Schwimmplättchen aus 4 Gruppen mit einander verschmelzender längerer Cilien (Fig. 68, 70, 72). Im Zusammenhang mit diesem Sinneskörper legen sich die bewimperten Polplatten (Fig. 63 *p*) als anfangs rundliche, später langausgezogene verdickte Stellen des Ectoderms an.

Wir haben gesehen, dass an der Anlage des Gastrovascularsystems zwei Abschnitte unterschieden werden können (Fig. 67 *C*), ein unterer, als Ectodermeinstülpung entstandener, dessen Innenfläche sich bald mit einem Wimperkleide bedeckt und aus dem später der sog. Magen hervorgeht (*st*), und ein oberer, von Entodermzellen umgrenzter Abschnitt (*d*), welcher die Anlage des Trichters und der Gefässe darstellt. Die Differenzirung dieses oberen, entodermalen Abschnittes in seine einzelnen Theile kann im Wesentlichen auf eine Art Divertikelbildung zurückgeführt werden. Wie in Fig. 67 *C* zu erkennen ist, zeigen die Entodermzellen, unter welchem Namen wir nun die Makromeren nach Abgabe der Ectoderm- und Mesodermelemente bezeichnen, eine Tendenz, sich um die centrale Höhle *d* radiär zu orientiren. Wenn wir die Uebergangsstelle der Magenanlage in die Anlage des Trichters als Schlundpforte oder Trichterspalte bezeichnen wollen, so rückt dieselbe bei fortschreitendem Längenwachsthum des Magens in das Innere der centralen Höhle *d* vor, indem sie einen Wall aufhebt, durch welchen ein centraler Abschnitt dieser Höhle von einem seitlichen getrennt wird

(Fig. 68). Dieser seitliche Abschnitt bleibt aber nicht als einheitlicher Raum erhalten, sondern zerfällt in 4 Divertikel, welche ihrer Entstehungsweise nach in ihrem oberen Theile mit der centralen Trichteranlage communiciren und mit ihren blinden Enden oralwärts gerichtet sind (Fig. 68 *d* und Fig. 69 *A*). Da die überwiegende Masse der Entodermzellen sich um diese 4 Blindsäcke gruppirt, so zerfällt sie von nun an in die sog. 4 Entodermsäcke, von denen je einer einem Quadranten des Ctenophorenkörpers entspricht. Die deutliche Trennung dieser 4 Entodermsäcke wird durch das gleichzeitige Auftreten der Gallerte (Fig. 69

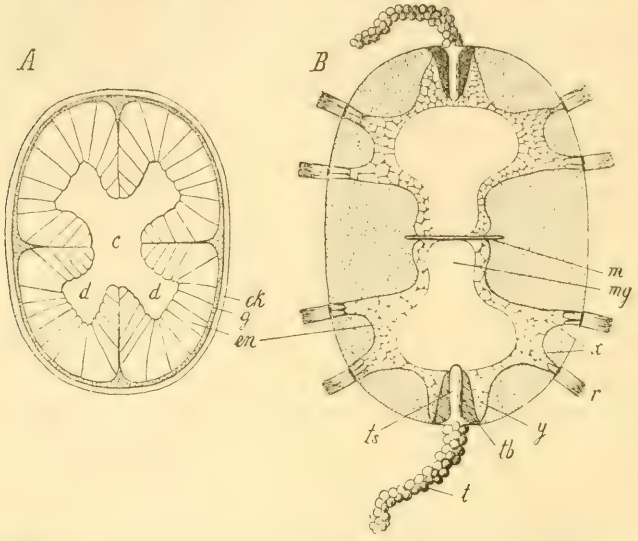


Fig. 69. Weiterbildung des Gastrovascularsystems (nach Chun).

A Embryo von Beroë, im optischen Querschnitt zur Zeit der Bildung der 4 Entodermsäcke. *ek* Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte.

B Ausbildung des definitiven Canalsystems an einem Embryo von Eucharis multicornis. Ansicht von unten. *m* Magen, *mg* Anlage der Magengefässe, *x* Anlage der Meridionalgefässe, *r* Wimperplättchen, *y* Anlage des Tentakelgefässes, *tb* Tentakelboden, *ts* Tentakelstiel, *t* Senkfaden.

A, *g*) wesentlich begünstigt. Diese durchsichtige Secretmasse sammelt sich zwischen dem Magen, dem Entoderm und dem oberflächlichen Ectoderm an und bildet besonders zwischen die Entodermsäcke sich erstreckende, septenartige Fortsetzungen. Das rasche Anwachsen der Gallerte, in welche bald Zellen einwandern, bedingt die beträchtliche Grössenzunahme des Embryos in diesen Stadien. Durch die Entwicklung der Gallerte wird aber auch im weiteren Verlaufe die Anlage des Gastrovascularsystems immer mehr von der Körperoberfläche abgedrängt. Nur entsprechend den 8 Rippen und der Tentakelanlage erhält sich ein inniger Contact (Fig. 69 *B*) und hier sind durch eine mächtige Häufung von Entodermzellen die Stellen gekennzeichnet, an denen durch weitere Divertikelbildung die 8 Rippengefässe (Meridionalcanäle) und die Tentakelgefässe zur Entwicklung kommen. Auf eine ähnliche Divertikelbildung ist die Entstehung der beiden Magengefässe zurückzuführen (Fig. 69 *B*, *mg*). —

Die Bildungsweise der 4 Entodermsäcke durch das tiefere Eindringen der Schlundpforte, welche durch Chun (No. 3) beschrieben und in Fig. 18

Taf. VII dargestellt worden ist, erinnert an die ganz ähnliche Bildungsweise der beiden primären Magentaschen des Scyphistoma nach Goette. Vgl. pag. 68.

Während dieser Umbildungen hat sich bereits am Magen (Fig. 69 *B, m*) die ihm zukommende, characteristische, laterale Compression geltend gemacht. Dagegen zeigt der zum Trichter sich umwandelnde, centrale Theil des Gefässsystems eine bei allen Ctenophoren mehr oder weniger deutliche Compression nach der Richtung der anderen (sagittalen) Nebenaxe, so dass diese Verhältnisse durch Chun (No. 3) zur Bezeichnung der Kreuzaxen verwerthet werden konnten. Je mehr das Gefässsystem sich ausbildet, desto mehr erlangen die Entodermzellen die histologischen Charactere der definitiven Gefässwandung.

Wir haben die Anlage des Mesoderms so weit verfolgt, bis es bei der fortschreitenden Einstülpung der Gastralhöhle an die Kuppe derselben gelangt, um sich schliesslich am Scheitel des Embryos an der Innenfläche des Ectoderms flächenhaft auszubreiten. Die so entstandene Platte, welche sich immer mehr und mehr vom Entoderm emancipirt, verlängert sich anfangs bloss nach der Richtung der Transversalebene, später jedoch bildet sich durch neue Mesodermwucherung vom Centrum der Anlage aus eine kreuzförmige Mesodermanlage (Fig. 71 *m*), an der wir zwei längere laterale und zwei kürzere sagittale Mesodermstreifen unterscheiden können. Die ersteren legen sich an die Tentakelanlage dicht an (Fig. 70 *A* und *B*) und liefern die mesodermale Axe, vor Allem die Muskulatur der Tentakel, während die medialen Streifen zum Sitz der Bildung von Wanderzellen werden (Fig. 71 *g*), welche in die Gallerte einwandern und den zelligen Elementen des Gallertgewebes den Ursprung geben, indem sie sich daselbst in sternförmige Bindegewebszellen und verästelte Muskelfasern umwandeln.

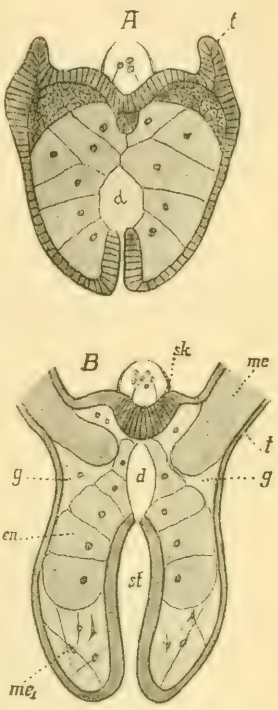


Fig. 70. Zwei Entwicklungsstadien von Callianira bialata (nach Metschnikoff aus Lang's Lehrbuch). *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *me*1 Mesenchym, *t* Tentakel, *sk* Sinneskörper, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Anlage des Magens). *g* Gallerte.

In Bezug auf die Entwicklung der Mesodermgebilde sind wir ausschliesslich der Darstellung Metschnikoff's (No. 16) gefolgt. Früher wurde von Kowalevsky (No. 15) und Chun (No. 3) die Entstehung der Elemente des Gallertgewebes auf eine Einwanderung von Zellen des Ectoderms (sowohl des oberflächlichen, als auch des Magenepithels) zurückgeführt. Nach Chun sollte diese Einwanderung mit dem embryonalen Leben nicht zum Abschlusse kommen, sondern zeitlebens dem Gallertgewebe neue Muskelelemente zuführen. Insoweit eine Einwanderung von Ectodermelementen in die Gallerte während des embryonalen Lebens in Frage kommt, stellt Metschnikoff das Vorkommen einer solchen direct in Abrede. Es würde demnach das Gallertgewebe dem Wesen nach eine mesodermale Bildung sein, und, wenn auch in späteren Stadien ectodermale Muskelfasern secundär in das Mesoderm sich

einsenkten, so würde hiedurch an der eigentlichen Natur des Gallertgewebes Nichts geändert.

Um das Vorhandensein von vier, im Kreuz gestellten Mesodermstreifen zu erklären, erblickt Kleinenberg (Anneliden I. No. 26 pag. 13) in demselben

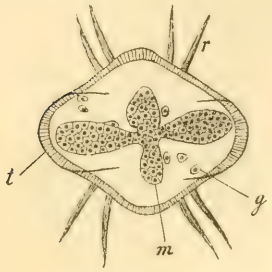


Fig. 71. Embryo von Callianira bialata in der Ansicht von oben (nach Metschnikoff).

r Wimperplättchen, *t* Anlage des Tentakelapparates, *m* kreuzförmige Mesodermanlage, *g* Wanderzellen in der Gallerte.

einen Hinweis auf die Anwesenheit von 4 Tentakeln (2 laterale und 2 sagittale) bei den Ahnenformen der Ctenophoren, von denen die der sagittalen Ebene rückgebildet worden wären. Es ist von Interesse, dass bei den Beroiden, welche der Senkfäden entbehren, eine ganz ähnliche Mesodermanlage sich vorfindet, welche am Scheitelpole sich nach der transversalen Richtung verbreitet und dort unter zwei Ectodermverdickungen (rudimentäre Tentakelanlagen) zu liegen kommt (Metschnikoff). Das weitere Schicksal dieser Mesodermanlage konnte hier nicht verfolgt werden.

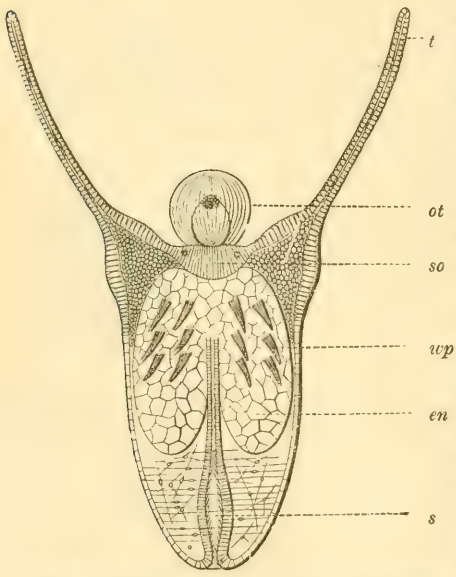


Fig. 72. Junge Larve von Callianira bialata (nach Kowalevsky aus Hatschek's Lehrbuch).

t Tentakel, *ot* Gehörorgan, *so* Scheitelorgan, *wp* die Reihen von Wimperplättchen, *en* die vier Entodermsäcke, *sl* Schlund.

Betreffs der Entwicklung der Geschlechtsorgane, welche nicht mehr in das Bereich der Embryonalentwicklung fällt, sondern in späteren Stadien eintritt, hat R. Hertwig durch seine Beobachtungen an Callianira wahrscheinlich gemacht, dass dieselben ectodermalen Ursprunges seien. Die Geschlechtsproducte reifen allerdings dicht unter dem Epithel der Meridionalgefässe, doch deutet ein Zellstrang, der das Ectoderm mit den Geschlechtsorganen verbindet, auf den ectodermalen Ursprung der letzteren. Auch wurden säckchenförmige Einstülpungen des Oberflächenepithels beobachtet, welche vielleicht die ursprüngliche Anlage von Genitalsäckchen darstellen.

Metamorphose. Nachdem durch die Beobachtungen von J. Price und Joh. Müller der Nachweis erbracht war, dass die Jugendformen der Rippenquallen den ausgebildeten Thieren ziemlich ähnlich seien, dass demnach in den Entwicklungscyclus derselben kein Generationswechsel eingeschoben sei,

war man geneigt, für dieselben eine directe Entwicklung in Anspruch zu nehmen. Erst Mc Crady zeigte durch die Beobachtung, dass die jungen, dem Ei entschlüpfenden Bolinen nach dem Typus der Cydippen gebaut seien, das Vorhandensein einer ziemlich ausgeprägten Metamorphose. Seitdem ist dieselbe durch Al. Agassiz, W. Fewkes und vor Allem durch C. Chun ausführlich bekannt geworden.

Insofern die Cydippidae durch das Fehlen von Anastomosen der Meridionalgefässe und durch die blinde Endigung der Magengefässe zeitlebens den ursprünglichsten Typus der Gefässvertheilung beibehalten, weist bei ihnen die Metamorphose einen einfachen Verlauf auf. Immerhin verdient es erwähnt zu werden, dass die im Querschnitt runden Pleurobrachien in den Jugendzuständen durch Verkürzung des sagittalen Durchmessers compress erscheinen und in dieser Hinsicht an die Mertensien erinnern (Chun). Wenn die Vermuthung Chun's sich bestätigte, wonach die merkwürdige Thoë paradoxa, welche durch den Besitz eines einzigen, aus einer schornstein-

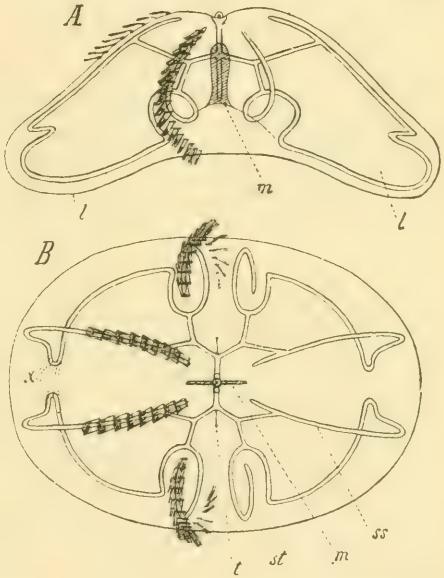


Fig. 73. Medusenförmiges Stadium von Eucharis multicornis (nach Chun).

A Ansicht von der sagittalen Ebene, *B* Ansicht von oben. Rechterseits sind die Rippen weggelassen. *m* Magen, *l* Mundlappen, *t* rudimentärer Tentakelapparat, *st* subtransversales, *ss* subsagittales Meridionalgefäss. Bei *x* ist durch punktirte Linien die spätere Gefässverbindung angedeutet.

artig neben dem Sinneskörper vorstehenden Tentakelscheide vorstreckbaren Senkfadens gekennzeichnet ist, in den Entwicklungskreis von Lampetia Pancerina gehört, so würde einigen Cydippiden eine viel ausgeprägtere Metamorphose zuzuschreiben sein.

Die Metamorphose der Lobatae ist durch Mc Crady, A. Agassiz, (Bolina No. 1), Fol (Euramphaea No. 7), W. Fewkes (Ocyrrhoë, Mnemiopsis No. 5 u. 6) und vor Allem durch Chun's (No. 3) ausführliche Darstellung des Entwicklungsganges von Eucharis multicornis bekannt geworden. Besonders die letztere Form weist eine Reihe sowohl durch den Habitus, als durch den Gefässverlauf von der ausgebildeten Form differenter Larvenstadien auf. Der Ausgangspunkt ist auch hier wieder ein Mertensia-Stadium vom Bau der Cydippiden (Fig. 63) mit deutlich verkürztem sagittalen und verlängertem transversalen Durchmesser, was um so mehr auffallen muss, als bei der ausgebildeten Form das umgekehrte Längenverhältniss der beiden Kreuzaxen vorherrscht. In dem nun folgenden ersten Stadium mit

Lappenanlagen macht sich ein beträchtliches Längenwachsthum der Meridionalgefässe bemerkbar. Hiebei werden die subsagittalen Gefässe zunächst länger als die subtransversalen, und dementsprechend weisen die subsagittalen Rippen auch eine grössere Zahl von Schwimmplättchen auf. Im weiteren Verlaufe nun treten die Meridionalgefässe in die Mundlappen ein, und ihre unteren Enden krümmen sich, wobei die subtransversalen an Länge überwiegen. Während nun bei der ausgebildeten Form die unteren Enden der Gefässe in jedem Lappen in der Weise verbunden sind, dass die beiden subtransversalen und die beiden subsagittalen Gefässe je mit einander in Communication treten, bildet hier das subtransversale Gefäss mit dem subsagittalen desselben Quadranten ein geschlossenes Gefässsystem (Fig. 73). Es folgt nun ein im Gefässverlauf ziemlich gleiches Stadium von medusenförmigem Habitus (Fig. 73), bei welchem schon — ähnlich der ausgebildeten Form — der sagittale Durchmesser den transversalen überwiegt. Bei dieser Larve, welche durch schlagende Bewegungen ihrer Mundlappen sich medusenähnlich im Wasser bewegt, erfolgt eine vollständige Rückbildung

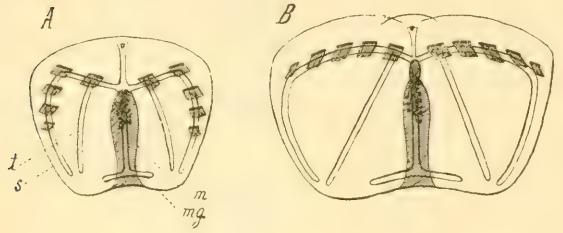


Fig. 74. Zwei Entwicklungsstadien von Cestus Veneris (nach Chun).
A schliesst sich an die Cydippenform an. *m* Magen, *mg* Magengefäss mit seinen Ausläufern, *s* subsagittales, *t* subtransversales Meridionalgefäss. *B* etwas älteres Stadium mit definitiver Stellung der Wimperplättchen.

des Tentakelapparates (*t*), welcher im darauffolgenden Bolinastadium durch eine neue Tentakelanlage ersetzt wird. In dem letzteren wird die typische Körperform und die Gefässvertheilung der Lobotae erreicht, indem einerseits die Verbindung der subtransversalen mit den subsagittalen Gefässen gelöst wird, während die gleichnamigen Gefässe jedes Lappens mit ihren unteren Enden in Communication treten (Fig. 73 *B* bei *x*), anderseits jedes bisher blind endigende Magengefäss an seinem oralen Ende zwei quere Ausläufer treibt, welche in die subtransversalen Gefässe derselben Seite einmünden. Unter Ausbildung der für Eucharis characteristischen Blindsäcke oberhalb der Tentakelbasis (umgewandelte Tentakelscheide) und der Hautpapillen wird die Form des ausgewachsenen Thieres erreicht.

Es gelang Chun, den Nachweis zu erbringen, dass das Mertensiastadium unter gewissen Verhältnissen zur Geschlechtsreife gelangt, so dass demnach für Ctenophoren das Vorkommen einer merkwürdigen Heterogonie erwiesen ist.

Die Metamorphose der Cestidae geht — wie wir durch Chun für Cestus wissen — von einem ganz ähnlichen Mertensiastadium aus, wie die von Eucharis. Auch hier ist anfangs der sagittale Durchmesser kürzer als der transversale, obgleich er später an dem bandförmigen Körper so ungeheuer überwiegt. Was das cydippenähnliche Ausgangsstadium von Cestus besonders characterisirt, ist das Vorhandensein eines einzigen Schwimmplättchens an jeder Rippe, welches dem obersten der 4 embryonalen Schwimmplättchen entspricht, von denen die unteren rückgebildet werden. Der weitere Verlauf der Metamorphose ist ziemlich einfach. Die Larve wird zunächst im Querschnitte rund und dann nach der transversalen Richtung abgeplattet (Fig. 74 *A*), so dass immer mehr und mehr die flache Bandform sich herausbildet.

Gleichzeitig wachsen die anfangs kurzen Meridionalgefässe und das Magengefäss nach unten aus. Das letztere treibt bald zwei quere Ausläufer (Fig. 74*mg*), welche dem unteren Rande der Larve parallel laufen. Von den Meridionalgefässen wachsen die subsagittalen (Fig. 74*s*) immer mächtiger aus und krümmen sich dabei bogenförmig, während in ihrem oberen Abschnitte neue Schwimmplättchen gebildet werden, welche anfangs quer zum Meridionalgefäss gestellt sind, später dagegen (entsprechend den Verhältnissen der ausgebildeten Form) mit ihrer Basis sich nach dem Längsverlauf des Gefässes einstellen (Fig. 74*A* u. *B*). In den unteren Ecken der nunmehr trapezförmigen, flachgedrückten Larve (Fig. 74*B*) treffen die Enden der Meridionalgefässe und der Ausläufer des Magengefässes zusammen und verschmelzen daselbst, wodurch der Gefässverlauf des ausgebildeten Thieres erreicht ist.

Die durch Allman (No. 2) und Al. Agassiz (No. 1) bekannt gewordene Metamorphose der Beroiden verläuft ungemein einfach. Die Larve ist anfangs im Querschnitte rund, später plattet sie sich transversal ab. Von den Meridionalgefässen wachsen die subsagittalen zuerst mächtiger aus und erreichen den Mundrand, wo sie mit zwei längs desselben verlaufenden Ausläufern des Magengefässes dieser Seite zusammentreffen und verschmelzen. Erst später treffen die subtransversalen Gefässe mit diesem Queraste zusammen, worauf die Ramificationen der Gefässe auszuwachsen beginnen.

Allgemeines. Die Ctenophoren weisen eine ganze Reihe von Zügen ihrer Organisation auf, durch welche eine nähere Verwandtschaft mit den Cnidaria oder Coelenterata im engsten Sinne begründet zu sein scheint. Hieher gehören, wenn wir von der mehr äusserlichen Aehnlichkeit des gallertigen, durchsichtigen Körpers absehen: vor Allem der Besitz eines ganz ähnlichen Gastrovascularsystems, das Vorhandensein von Tentakeln (Senkfäden), deren Basis Beziehungen zu den Canälen dieses Systemes aufweist, die Lagerung der reifenden Geschlechtsproducte an diesen Canälen und die ähnliche Beschaffenheit der Eier. In der That wurden die Ctenophoren bisher gewöhnlich mit den Cölenteraten vereinigt und von Haeckel (No. 11), dem sich auch Chun (No. 3) anschloss, in der Gruppe der Cladonemiden und der dieser zugehörigen Ctenaria das vermittelnde Glied zwischen Anthomedusen und Ctenophoren vermuthet. Wenn nun auch diese Gattung durch den Besitz bloss zweier Randtentakel und diesen entsprechender Blindsäcke in der Schirm-Gallerte (Tentakeltaschen) und durch die 8 exumbralen, den Rippen entsprechenden Nesselwülste eine merkwürdige Uebereinstimmung mit den Ctenophoren aufweist, so wurde die Ansicht, dass diese Uebereinstimmung auf wahrer Homologie beruhe doch einigermassen durch Hartlaub (No. 9 u. 10) erschüttert, welcher den Nachweis erbringen konnte, dass bei der nahe verwandten Eleutheria jene über dem Magen gelegene Bruthöhle als Ectodermeinstülpung von der Schirmhöhle aus entstehe und daher nicht, wie Haeckel wollte, dem Trichter der Ctenophoren homologisirt werden könne. Schon früher hatte R. Hertwig gewichtige Gründe, welche gegen die Ableitung der Ctenophoren von den verhältnissmässig hoch und nach bestimmter Richtung ausgebildeten Cladonemiden sprechen, beigebracht (No. 12, pag. 444).

Es scheint uns aber, als wenn nicht diese Schwierigkeiten allein, sondern mehr Gründe allgemeiner Natur dafür maassgebend waren, dass in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten (R. Hertwig, Lang, Hatschek) den Ctenophoren eine mehr selbstständige Stellung eingeräumt wurde. Wir haben als Stamm- und Ausgangsform der Cnidaria den festsitzenden

Polypen, ein hydraähnliches Wesen, kennen gelernt und halten es für wahrscheinlich, dass der radiäre Bau sich hier — wie so häufig — im Zusammenhange mit der festsitzenden Lebensweise entwickelt hat. Wo im Kreise der Cnidaria pelagisch lebende Arten auftreten, können wir sie ungezwungen auf festsitzende Formen, von denen sie abstammen, zurückführen. Die Form der Meduse muss demnach als ein modificirter, zu freier Beweglichkeit gelangter Polyp betrachtet werden. Alle diese pelagisch lebenden Cnidaria haben jedoch gleichsam als Zeichen, dass sie secundäre, von einer festsitzenden Form sich herleitende Bildungen sind, folgende Characteristica: 1. den Verlust des allgemeinen Wimperkleides und die Ausbildung neuer auf Muskelwirkung beruhender Locomotionsorgane; 2. eine geringe Neigung der exumbralen Seite der Glocke, irgend welche Organbildungen zu produciren. Dieses letztere Merkmal der Cnidaria-Meduse hängt mit der ursprünglichen Bedeutung ihres Scheitelpoles als Befestigungspunkt und der früher ziemlich versteckten und bedeutungslosen Lage der exumbralen Seite, welche der unteren Kelchfläche des Polypen entspricht, zusammen.

Die Ctenophoren weisen nun in ihrer Ontogenie kein polypenähnliches Stadium auf. Wir würden auf den Mangel desselben kein allzugrosses Gewicht legen, da die Ontogenie von Geryonia und Pelagia uns ein Beispiel giebt, wie rasch gerade dieses Stadium bei abgekürzter Entwicklung bis zur Unkenntlichkeit verwischt wird. Also nicht der Umstand, dass die Ontogenie der Ctenophoren keinen Hinweis auf ein festsitzendes Stadium enthält, sondern einige hervorragende Züge der Organisation der Ctenophoren machen es uns wahrscheinlich, dass sich in die Ahnenreihe derselben niemals ein festsitzendes Stadium eingefügt hat. Als hauptsächlichster, locomotorischer Apparat fungirt hier ein System, das auf Wimperbewegung beruht. Diese ursprünglichste Bewegungsform gewinnt hier eine Bedeutung und Ausbildung, wie nirgends sonst im Thierreiche, während bei den Cnidaria die Wimperbewegung nicht in gleicher Weise in den Vordergrund tritt. Das Vorhandensein des vielleicht als Centralpunkt des Nervensystems aufzufassenden Sinnesorganes am Scheitelpole lässt es als wenig wahrscheinlich erscheinen, dass an diesem Punkte bei etwaigen Ahnenformen eine zur Lostrennung gekommene und vernarbte Anheftungsstelle vorhanden war. Ferner spricht der Reichthum an Organbildungen der äusseren Körperoberfläche (welche der Exumbrella entsprechen würde) gegen directe Beziehungen zwischen Medusen und Ctenophoren.

Nach dem Gesagten müssen wir es als das Wahrscheinlichste bezeichnen, dass die Ctenophoren einen selbstständigen Stamm des Thierreichs repräsentiren, welcher mit den Cnidaria (Coelenterata s. str.) nur an seiner Wurzel zusammenhängt und mit ihnen nur jene Ahnenformen gemeinsam hat, welche der Fortsetzung und Umwandlung in die Polypenform vorhergingen. Die Ctenophoren haben höchst wahrscheinlich die ursprüngliche, pelagische Lebensweise stets beibehalten und die ebenso ursprüngliche Form der Bewegung durch Wimperung zur höchsten Entwicklung gebracht, ohne sie gegen die secundäre Bewegungsart durch Muskelwirkung zu vertauschen. Wenn wir uns ein Bild der hypothetischen, pelagischen Stammform der Ctenophoren entwerfen wollten, so würde dasselbe vielleicht am ehesten gewissen Actinienlarven entsprechen, welche am vorderen Körperpole einen Wimperschopf, am hinteren Körperpole die Mundöffnung erkennen lassen, während im Inneren bereits durch Septenbildung die Entwicklung der Magentaschen angebahnt ist.

Der Wimperschopf am vorderen Körperende hätte dann den Ausgangspunkt für die Ausbildung des apicalen Sinnesorganes abgegeben, indess die Ausbildung der Rippen mit der Weiterentwicklung der Magentaschen Hand in Hand gegangen wäre.

Wenn wir also nur für die Wurzel der Cnidarier und der Ctenophoren einen gemeinsamen Stamm anerkennen, so ergiebt sich im Weiteren die Frage, in wie weit die Ctenophoren Beziehungen zur hypothetischen Ahnenform der Bilaterien aufweisen. Anscheinend ist die Annahme solcher Beziehungen nicht völlig von der Hand zu weisen. Die übereinstimmende Lage des Centralnervensystems am vorderen Körperpole bei Ctenophoren und vielen Wurmlarven, die Anlage des Mesoderms als gesondertes Keimblatt, welches in der Form von 4 im Kreuz gestellten Mesodermstreifen sich anordnet, die hohe Entwicklung des Mesenchymgewebes scheinen für eine solche Annahme zu sprechen. Vor Allem ergeben sich — wie wir sehen werden — manche übereinstimmende Züge mit der Entwicklung der Turbellarien. Es scheinen demnach gewisse Beziehungen zwischen den Rippenquallen und der hypothetischen Ahnenform der Bilaterien zu bestehen. Immerhin nehmen wir aus vielen Ursachen Anstand, uns die letztere direct als Ctenophore vorzustellen. Gegenüber den Turbellarien, die durch das Beibehalten des allseitigen Wimperkleides an ursprüngliche Verhältnisse erinnern, repräsentiren die Ctenophoren einen nach einseitiger Richtung selbstständig ausgebildeten Seitenast des Stammbaumes, der wohl kaum zu einer directen Weiterbildung höherer Thierformen die Grundlage abgab.

Man hat in den merkwürdigen Formen: Coeloplana Metschnikowii und Ctenoplana Kowalevskii directe Zwischenformen zwischen Ctenophoren und Turbellarien zu erkennen geglaubt (No. 13 u. 14). Uns scheinen dieselben jedoch keine weiteren Eigenthümlichkeiten darzubieten, als sich aus dem typischen Ctenophorenbau durch Anpassung an die kriechende Lebensweise ungezwungen erklären lassen. Die Uebereinstimmung mit den Turbellarien würde sodann auf blosser Analogie beruhen. Eine solche Erklärung erscheint zulässig, da auch unter den echten Rippenquallen einigen Formen das Vermögen zukommt, sich mittelst der sohlenförmig verbreiterten Mundränder an feste Flächen anzusaugen und an denselben zu kriechen (Lampetia), so dass hier der Ausgangspunkt für eine Entwicklung nach dieser Richtung gegeben ist. Dass mit der Rückbildung der Rippen die allgemeine Bewimperung secundär wieder mehr in den Vordergrund trat, darf nicht allzu auffällig erscheinen, da Chun und R. Hertwig nachgewiesen haben, dass Reste einer allgemeinen Bewimperung auch im ausgebildeten Zustande der Ctenophoren sich erhalten.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass in der Entstehung von 4 Entodermsäcken, in dem Vorhandensein von 4 Mesodermstreifen, in der Entwicklung der Rippen auf 4 adradial gestellten Ectodermverdickungen etc. eine deutliche Tendenz hervortritt, den vierstrahlig-radiären Typus zur Ausbildung zu bringen. Wahrscheinlich hat sich der zweistrahlige Bau der Ctenophoren aus dem vierstrahligen durch differente Entwicklung je zweier gegenüberliegender Radien herausgebildet, so dass der zweistrahlige Bau nicht den einfachsten Zustand des Radiärtypus darstellt, sondern einem abgeleiteten Verhältniss entspricht.

Litteratur.

1. **Agassiz, Al.** *Embryology of the Ctenophorae. Mem. Amer. Acad. of Arts and Science. Vol. 10. Cambridge. 1874.*
2. **Allman, G. J.** *Contribution to our knowledge of the structure and development of the Beroidae. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 4. 1862.*
3. **Chun, C.** *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. Leipzig. 1880.*
4. **Claus, C.** *Ueber Deiopea kaloktenota Chun, nebst Bemerkungen über die Architektonik der Rippenquallen. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. Bd. 1886.*
5. **Fewkes, J. W.** *Notes on Acalephs of the Tortugas. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 9. 1883.*
6. **Fewkes, J. W.** *On the Acalephs of the East-Coast of New-England Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 9. 1883.*
7. **Fol, H.** *Ein Beitrag zur Entwicklungs-Geschichte einiger Rippenquallen. Med. Inaug. Diss. Berlin. 1869.*
8. **Gegenbaur, C.** *Studien über Organis. und System der Ctenophoren. Arch. f. Naturg. 22. Bd. 1856.*
9. **Hartlaub, Cl.** *Bau der Eleutheria. Zool. Anz. 9. Jg. 1886.*
10. **Hartlaub, Cl.** *Zur Kenntniss der Cladonemiden. II. Vorl. Mitth. Zool. Anz. 10. Jg. 1887.*
11. **Haeckel, E.** *Ursprung und Stammesverwandtschaft der Ctenophoren. Sitzungsber. Jen. Ges. f. Med. und Nat. 1879.*
12. **Hertwig, R.** *Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.*
13. **Korotneff, A** *Ctenoplana Kowalevskii. Zeitschr. Wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
14. **Kowalevsky, A** *Coeloplana Metschnikowii. Nachr. der Liebhaber der Naturerk. etc. Moskau 1882 (Russisch). Zool. Anz. 1880.*
15. **Kowalevsky, A.** *Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mem. Acad. St. Pétersbourg. VIIe. Série. Tom. 10. 1866.*
16. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryologische Studien. 4. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.*
17. **Semper, C.** *Entwicklung der Eucharis multicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 9. Bd. 1858.*

IV. Capitel.

PLATHELMINTHEN.

I. Turbellarien.

Systematik:
- A. Dendrocölen, mit verzweigtem Darm.
  - a) Polycladen, mit einem in der Mitte gelegenen Hauptdarm, der zahlreiche Aeste abgiebt.
  - b) Tricladen, ohne Hauptdarm; an den Schlund setzen sich direct drei Darmäste an.
- B. Rhabdocölen, mit gerade gestrecktem, unverzweigtem Darm oder darmlos.
  - a) Rhabdocölen, mit einer geräumigen Höhle in der Umgebung des Darms.
  - b) Alloiocölen, die Höhle in der Umgebung des Darmes durch starke Entwicklung des Parenchymgewebes reducirt.
  - c) Acölen, ohne gesonderten Darm.

Bei den auf dem Lande und im Süsswasser lebenden Turbellarien (Tricladen und Rhabdocölen) ist die Entwicklung eine directe, desgleichen bei manchen marinen Formen (Polycladen), während andere Polycladen eine Metamorphose mit freischwimmender bewimperter Larve durchlaufen. Am besten bekannt ist die Entwicklung der Polycladen, von denen wir zuerst die sich direct entwickelnden Formen behandeln werden. An sie schliessen sich die Polycladen mit Metamorphose an, da bei ihnen die Embryonalentwicklung in ganz ähnlicher Weise wie bei jenen verläuft. Abweichend gestaltet sich dieselbe dagegen bei den Tricladen, während die Rhabdocölen darin wieder den Polycladen nahe kommen, obwohl sie sich durch die Production von Dotterzellen auch den Tricladen anschliessen.

1. Polycladen.

A. Directe Entwicklung.

Die Entwicklung der Polycladen ist zumal durch die Arbeiten von Goette (No. 3), Hallez (No. 6), Selenka (No. 20) und Lang (No. 13) genauer bekannt geworden.

Die Eier werden meistens, durch ein schleimartiges Secret verbunden, in Form einer einschichtigen Platte abgelegt, in welcher sie in gewisser Regelmässigkeit neben einander liegen. Bei den Eurylepti den sind sie durch einen Stiel an die Unterlage befestigt (Selenka, Lang). Gewöhnlich ist jedes der Eier von einer dünnen Schale umgeben, welche in einzelnen Fällen (Pseudoceriden) mit einem Deckel versehen ist. Der zuweilen erst nach der Ablage erfolgenden Befruchtung pflegt die Bildung der beiden Richtungskörper vorauszugehen. Diese lösen sich zuerst nicht vom Ei ab, sondern bleiben durch Dottersubstanz mit dem Ei verbunden. Zwischen ihnen dringt dann das Spermatozoon in das Ei ein. So verhält sich der Vorgang bei Thysanozoon nach Selenka's Beobachtung. Da jedem Ei nur ein Spermatozoon mitgegeben ist, so scheint sich hier der Befruchtungsact immer mit grosser Sicherheit zu vollziehen.

Die Furchung ist eine inäquale. Schon die ersten beiden Blastomeren sind verschieden gross. Jede derselben theilt sich in zwei, aber auch diese vier Blastomeren sind an Grösse verschieden. Infolge ihrer Lage und Grössendifferenz sollen durch sie bereits die verschiedenen Körpergegenden des Embryos bezeichnet sein. Anfangs liegen die beiden kleinsten Blastomeren kreuzweise über den grösseren (Fig. 75 *A*). Sie bezeichnen den oberen, aboralen Pol, was auch durch die über ihnen liegenden Richtungskörper bestätigt wird, während die beiden grossen Blastomeren dem unteren, oralen Pol entsprechen. Weiter zeigt sich dann, dass schon jetzt durch die kleinere der beiden grossen Furchungskugeln das Vorderende, durch die grössere das Hinterende des Thiers bestimmt wird und dass die beiden kleinsten Blastomeren dessen Seitentheilen entsprechen.

Nachdem sich die 4 Blastomeren in einer Ebene angeordnet haben, knospt am oberen Abschnitt jeder einzelnen eine kleine Zelle hervor. So entstehen 4 Zellen, von denen später das gesammte Ectoderm seine Entstehung nimmt (Fig. 75 *B*). Sobald sich diese 4 Urectodermzellen eng an einander geschlossen haben, schnüren sich am aboralen Pol der grossen Blastomeren abermals 4 Zellen, die Urmesodermzellen, ab. Sie liegen so, dass sie von den Ectodermzellen nicht überdeckt werden (Fig. 75 *C*). Darauf folgt eine Vermehrung der Ectodermzellen auf 12, sowie eine solche des Mesoderms auf die gleiche Anzahl. Von den grossen Blastomeren haben sich nämlich 4 weitere Mesodermzellen losgeschnürt und die 4 zuerst vorhandenen theilten sich in 8. Ectoderm und Mesoderm überdecken kappenförmig die vier grossen Blastomeren, welche man nunmehr als Entoderm anzusprechen hat (Fig. 75 *D*). Am unteren Pol dieser 4 Urentodermzellen schnüren sich 4 kleinere Entodermzellen ab, ein Vorgang, der sich in ähnlicher Weise am oberen Pol wiederholt (Fig. 75 *E*). Wir erwähnen gleich hier, dass es die oberen und unteren Entodermzellen sind, welche das Darmepithel liefern, während die grossen mittleren eine Art von Nahrungsdotter bilden und bald zerfallen (Fig. 76 *A* u. *B*). — Noch bevor sich die Theilung der Urentodermzellen vollzieht, haben sich die Zellen des Ectoderms schon bedeutend vermehrt. Sie rücken nach unten vor und beginnen die Mesodermzellen zu überwachsen. Die Figuren 75 *E* und *F* zeigen diese Verhältnisse in schematischer Darstellung. Das weitere Wachsthum des Ectoderms geht nun rasch vor sich, und bald sind Entoderm und Mesoderm völlig von ihm umgeben. Damit ist die Bildung der epibolischen Gastrula vollendet. Das Ectoderm bedeckt sich mit einem dichten

Kleid kurzer Wimperhaare, und der Embryo beginnt in der Eischale zu rotiren.

Wir haben die Furchung so dargestellt, wie sie Lang von Discocelis tigrina schildert. Obwohl in Einzelheiten abweichend, stimmt sie doch im Ganzen mit den Vorgängen überein, wie sie durch Hallez und Selenka von anderen Polycladen (Leptoplana, Eurylepta) bekannt geworden sind. Der Unterschied betrifft die Bildung des Mesoderms und Entoderms. Bezüglich des ersteren schnüren sich nur einmal 4 Mesodermzellen von den grossen Blastomeren ab, die dann durch Theilung aus sich das Mesoderm hervorgehen lassen. Entodermzellen lösen sich nach Selenka nur vom unteren Pol der grossen Blastomeren ab. — Nach Goette findet (bei Stylochus) eine Differenzirung des Mesoderms, wie sie von den anderen Autoren beschrieben wird, nicht statt. Die Zellen, welche in seinen Abbildungen jenen Mesodermzellen zu entsprechen scheinen, deutet er als Ectoderm. Stylochus stellt nach Goette einen ursprünglicheren Zustand dar, als die übrigen Polycladen, bei dem es zur Ausbildung eines Mesoderms noch nicht gekommen ist. Dieses Verhalten ergiebt sich als eine Folge der Gestaltungsverhältnisse des Entoderms. Die mittleren Entodermzellen werden hier nicht zu Nähr-

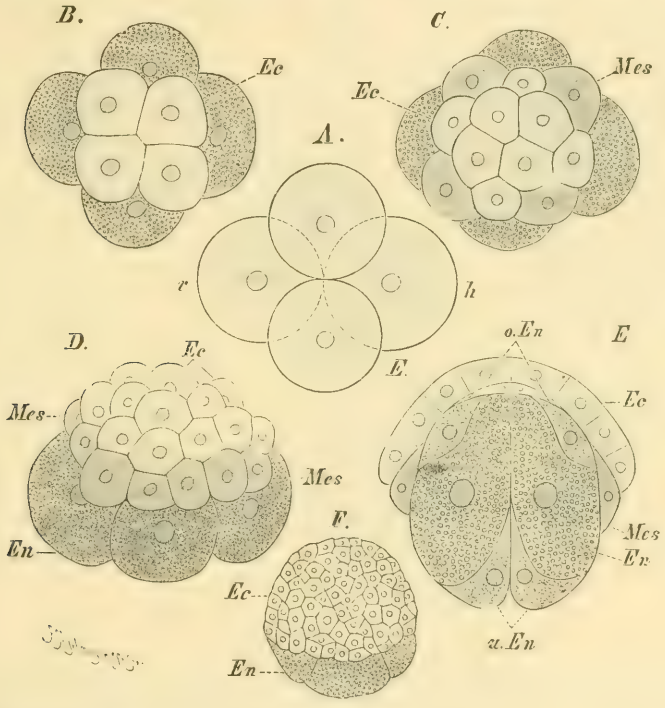


Fig. 75. *A*—*F* Furchungsstadien von Polycladeneiern (nach A. Lang). *A* Schema eines Stadiums von 4 Blastomeren, von denen die beiden grösseren dem vorderen (*v*) und hinteren Körpertheil (*h*), die beiden kleineren, darüber liegenden den Seitentheilen entsprechen. *B*—*D* weitere Stadien von Discocelis tigrina, *B* u. *C* von oben, *D* von der Seite gesehen. *E* Schema der beginnenden epibolischen Gastrula im optischen Schnitt. *F* späteres Stadium der epibolischen Gastrula von Thysanozoon Brochii, von der Seite gesehen.

Ec Ectoderm, *En* Entoderm, *o. En* und *u. En* oberes und unteres Entoderm, *Mes* Mesoderm.

substanz, sondern bilden mit den übrigen die Darmwand (Fig. 76 *C*). Alles vom Ectoderm umschlossene sieht Goette als Entoderm an. Erst nachdem durch die Umwandlung eines Theils der Entodermzellen in Nährsubstanz ein Darmtheil untauglich geworden war und ein anderer an seine Stelle einrücken musste, mag sich im Zusammenhang damit ein gesondertes Mesoderm herausgebildet haben.

Die weitere Ausbildung des Embryos von Discocelis besteht zunächst in einer völligen Umwachsung durch das Ectoderm und dem daraus resultirenden Schluss des Blastoporus. Die Elemente des Ectoderms werden mehr epithelartig, ihre Cilien kräftiger und dichter. Es

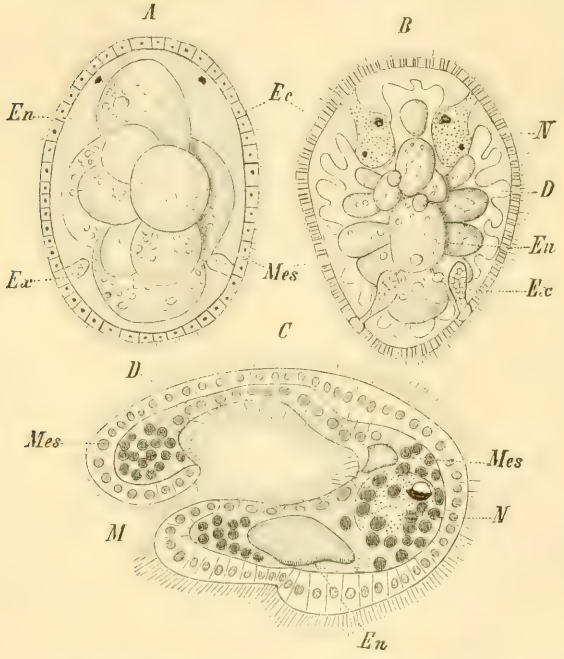


Fig. 76. *A*—*C* (nach A. Lang).

A und *B* Embryonen von Discocelis tigrina, von der Bauchseite gesehen. *C* Medianer Längsschnitt durch die Goette'sche Larve von Stylochus pilidium.

Ec Ectoderm, *En* Reste der Entodermzellen, im Zerfall begriffen, *Ex* Anlage der Excretionsorgane (?), *D* Darmäste und Darmepithel (in *C*), *Mes* Mesoderm. *N* Anlage des centralen Nervensystems.

tritt jetzt eine Aenderung in der äusseren Gestalt ein, indem sich der aborale Pol nach vorn zu, der orale nach hinten verschiebt. Das Vorderende kennzeichnet sich dadurch, dass hier als kleine Pigmentflecke die beiden ersten Augen auftreten (Fig. 76 *A*). Darunter kommt etwas später in Form zweier kolbigen Körper das Gehirn zur Anlage (Fig. 76 *B*). Diese Körper nehmen ihren Ursprung als Ectodermverdickungen, die später nach innen rücken und sich durch eine breite Commissur zu der gemeinsamen Masse vereinigen, welche sie beim ausgebildeten Thier darstellen. Von ihnen entstehen die beiden Längsnervenstämme durch Auswachsen nach hinten zu. Als ectodermale Bildungen treten am hinteren Theil des ellipsoidischen Embryos zwei Zellenwucherungen auf (Fig. 76 *A* u. *B*, *Ex*), die vielleicht als Theile des Wassergefässsystems zu deuten sind.

Die Bildung des Darms geht dadurch vor sich, dass sich die oberen und unteren Entodermzellen reichlich vermehren. In Fig. 76 *A* zeigt sich der Embryo erfüllt von der Masse der zu Nahrungsdotter umgewandelten mittleren Entodermzellen. An deren Oberfläche verbreiten

sich die kleinen Entodermzellen; sie dringen zwischen die Dotterkugeln ein, lösen deren Substanz und formiren sich schliesslich zum Darmepithel. Diess geschieht in der Weise, dass vereinzelte Entodermzellen einen durch Zerfall verkleinerten Dottertropfen umfliessen und unter beginnender Resorption desselben ein kurzes Rohr bilden, welches mit anderen, auf gleiche Weise entstandenen Darmhöhlen in Verbindung tritt (Selenka). Ist so schliesslich der Darm mit seinen Aesten zu Stande gekommen, so erhält der Embryo den Habitus des ausgebildeten Wurms (Fig. 76 *B*). Der Mund entsteht dadurch, dass sich zu der Stelle des früheren Blastoporus eine Einstülpung des Ectoderms hinabsenkt, welche mit der Darmwand verschmilzt. Fig. 76 *C* zeigt dieses Verhalten von Stylochus. Das Ectoderm liefert die Epithelauskleidung von Pharynx und Pharyngealtasche. Deren Muskulatur entstammt den Mesodermelementen, welche sich zahlreich in der Umgebung der Einstülpung angehäuft finden (Fig. 76 *C*).

Das Mesoderm entwickelt sich nach Hallez und Selenka aus seinen ersten Anfängen in der Weise weiter, dass die Urmesodermzellen zu vier kreuzweise gestellten Mesodermstreifen auswachsen, die mit einander verschmelzen, wenn sie erst zellenreicher werden und sodann kugelmantelartig unter dem Ectoderm liegen. Auch nach der Darstellung Lang's geht aus den 4 Gruppen von Mesodermzellen eine continuirliche Lage hervor, die an der ventralen Seite stärkere Verbreitung gewinnt als an der dorsalen (Fig. 76 *C*). Erst später lässt das Mesoderm die Muskulatur der Körperwand, sowie das bindegewebige Reticulum aus sich hervorgehen. Indem verticale Mesodermsepten von der Peripherie gegen die Medianlinie vordringen, nehmen die Darmäste auf Kosten der centralen Dottermasse an Länge zu. Neue Septen, welche vom Körperrand her in sie einschneiden, spalten sie in secundäre Zweige, so dass der Darm an Verästelungen zunimmt.

Wenn schliesslich der grösste Teil des Nahrungsdotters verbraucht ist und der vorher ellipsoidische Embryo eine Abplattung in dorsoventraler Richtung erfahren hat, durchbricht er die Eihülle und gelangt als junge Turbellarie nach aussen.

B. Indirecte Entwicklung.

Die Embryonalentwicklung verläuft in ähnlicher Weise wie bei den Formen ohne Metamorphose. Deshalb konnten wir oben schon mehrfach solche Formen mit indirecter Entwicklung zur Betrachtung heranziehen. Anstatt sich aber zu einer Turbellarien ähnlichen Gestalt heranzubilden, erhält der eiförmig gestaltete Embryo lappenförmige Fortsätze (Fig. 77). Dieselben entstehen zunächst durch Verlängerung der an der betreffenden Stelle gelegenen Ectodermzellen, worauf dann eine Ausbuchtung des Ectoderms folgt. Die typische Larvenform der Turbellarien, welche auf diese Weise zu Stande kommt, ist repräsentiert durch die Müller'sche Larve, wie sie nach ihrem Entdecker benannt wird (No. 17 und No. 18). Diese Larve

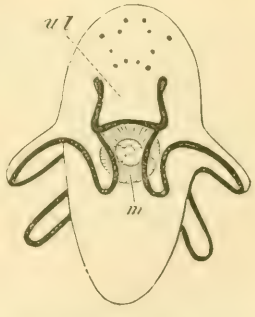


Fig. 77. Müller'sche Larve von der Bauchseite gesehen (nach Joh. Müller aus Balfour's Handbuch). Die schwarze Linie bezeichnet die Wimperschnur.
m Mund, *ul* die sog. Oberlippe.

(Fig. 77) besitzt acht Fortsätze, von denen drei in der Umgebung des Mundes, zwei weitere seitlich und drei dorsal gelegen sind. Sie sind an ihren Rändern mit einem Saum längerer Wimpern besetzt. Will man diese langbewimperten Fortsätze mit der Wimperschnur anderer Larven vergleichen, so würde sie als präorale Wimperschnur zu bezeichnen sein, durch welche ein orales Feld von einem aboralen geschieden wird. Die Augen, sowie die darunter liegende Anlage des Nervensystems sind im vorderen, dorsalen Theil des Körpers vorhanden. Hinter dem mittleren ventralen Fortsatz erblickt man bereits den Pharynx (Fig. 77). Auch der Darm ist schon angelegt und erscheint verzweigt, kurz, die innere Organisation der Larve entspricht ungefähr derjenigen, welche wir an dem nach kurzer Zeit ausschlüpfenden Embryo von Discocelis kennen lernten.

Die Larven bewegen sich mit Hilfe ihrer Bewimperung kreisend im Wasser, wobei sie sich in verschiedener Richtung um sich selbst drehen. Die älteren, schon mehr in die Länge gestreckten Larven sieht man dagegen immer mit dem vorderen Körpertheil nach oben gerichtet schwimmen. Sie rotiren dabei nur um ihre Längsaxe.

Nachdem die Larven eine Zeitlang umhergeschwärmt sind, verändern sie ihre anfangs eiförmige Gestalt in der Weise, dass sie sich mehr und mehr in die Länge strecken. Die Figur 77 (wahrscheinlich eine Larve von Thysanozoon) repräsentirt kein ganz junges Stadium. Die aus dem Ei geschlüpften Larven erscheinen noch gedrungener. Die Längsstreckung des Körpers ist mit einer Verbreiterung des vorderen und einer Verschmälerung des hinteren Endes verbunden (Fig. 78 *A*). Aus der Fig. 78 *A* erkennt man schon, wie trotz des Vorhandenseins der Larvenfortsätze doch bereits die Gestaltung des Wurmes zum Ausdruck kommt. Noch mehr ist diess der Fall auf dem durch Fig. 78 *B* repräsentirten Stadium, bei welchem die Larvenanhänge stark in der Rückbildung begriffen sind. Dieselben schwinden schliesslich ganz, und indem auch die innere Organisation, die Vergrösserung der Augenzahl, das Auswachsen des Nervensystems zu den Längsstämmen, die Differenzirung des Pharyngealapparats und des übrigen Muskelsystems aus dem Mesoderm, der Aufbau des Darms mit seinen Aesten sich allmählich vervollkommnet, ist die Gestaltung erreicht, welche das ausgebildete Thier characterisirt.

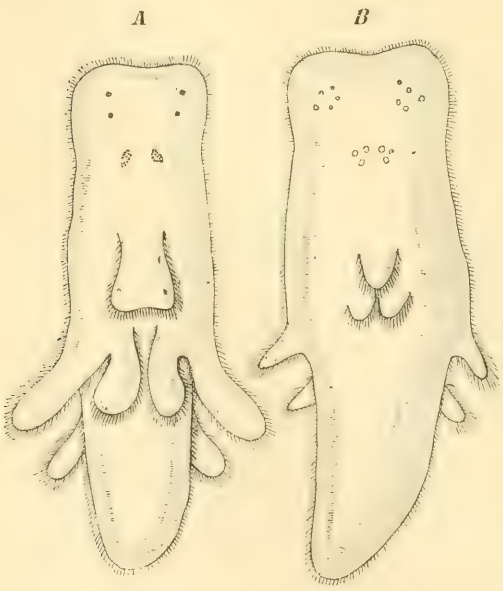


Fig. 78. *A* und *B* Larven von Yungia aurantiaca, (nach A. Lang), auf dem Uebergang zum Wurm begriffen. Von der Bauchfläche gesehen. Die Augen sind der besseren Orientirung wegen angedeutet.

Einigermassen verschieden von der Müller'schen Larve ist die durch Hallez

genauer untersuchte Larve von Oligocladus auritus (Fig. 79), obwohl sie sich auf die Müller'sche Larve zurückführen lässt. Wie diese besitzt auch sie 8 Lappenfortsätze, von denen aber zwei, der mittlere ventrale und dorsale weit nach vorn gerückt sind. Der erstere vor dem Mund gelegene erreicht eine bedeutende Ausdehnung, so dass das Vorderende

Fig. 79. Larve von Oligocladus auritus Lang (Eurylepta auriculata Clap.) von der Seite gesehen (nach Hallez aus Balfour's Handbuch).

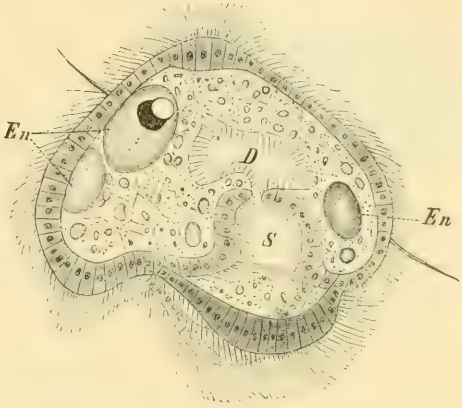


Fig. 80. Larve von Stylochus pilidium von der Seite gesehen (nach Goette). *D* Darm, *En* Reste der Entodermzellen, *S* Schlund.

schirmartig verbreitert erscheint. Nach hinten liegen dann ähnlich wie bei der Müller'schen Larve rings um die Larve zwei ventrale, zwei seitliche und zwei dorsale Fortsätze. Starre Cilien am Vorder- und Hinterende des Körpers verleihen der Larve ein characteristisches Aussehen.

Weniger stimmt die Goette'sche Larve von Stylochus pilidium mit der Müller'schen Larve überein. Bei ihr kommen (wenn wir die von der Müller'schen Larve her gebräuchlichen Ausdrücke verwenden) die beiden neben der Mundöffnung gelegenen Lappen zu besonders starker Ausbildung (Fig. 80). Dagegen ist der vor dem Mund gelegene Lappen weniger entwickelt und ebenso der mittlere dorsale. Weitere Anhänge fehlen. Indem der Rücken gewölbt erscheint, nimmt dieser Theil ein glockenförmiges Aussehen an, und die Larve erhält das Ansehen des Nemertinen-Pilidiums, welche Aehnlichkeit durch das Auftreten starrer Cilien noch erhöht wird. Der Scheitel ist durch den dorsalen Lappen gekennzeichnet (Fig. 80). Die Larve ist hier anders orientirt, als die übrigen Turbellarienlarven, um ihre Aehnlichkeit mit der Pilidiumlarve besser hervortreten zu lassen. Ihr Entdecker, Goette, vergleicht sie auch direct mit dem Pilidium. Wenn wir beachten, dass Stylochus einen einfacheren Entwicklungsgang besitzt (siehe oben, das Fehlen des Nahrungsdotters), so erscheint es nicht unmöglich, dass die Stylochuslarve einen ursprünglichen Zustand, eine niedere Larvenform darstellt, die vielleicht sogar noch Beziehungen zu den Larvenformen der Nemertinen hat. Dafür spricht, dass auch die Müller'sche Larve in einem gewissen Stadium eine ähnliche Gestaltung aufweist. Die Müllersche Larve selbst würde also eine höher entwickelte Form darstellen. Lang glaubt allerdings, dass Stylochus nur auf früherem Stadium das Ei verlässt, um erst während des freien Lebens die Ausbildung der Müller'schen Larve zu erreichen, während Goette sie durch Längsstreckung direct zum ausgebildeten Thier werden lässt.

Der Goette'schen Larve scheint auch die von Metschnikoff[1]) beschriebene Larve des Stylochopsis ponticus zu gleichen. Auch sie soll dem Pilidium ähnlich gestaltet sein.

Ganz abweichend von den bisher betrachteten Larvenformen verhält sich eine von A. Agassiz aufgefundene Planarienlarve, welche er zu Planaria angulata stellt. Diese Larve, an der bereits ein verzweigter

Fig. 81. Larve von Planaria angulata (?) (nach A. Agassiz aus Balfour's Handbuch).

Darm vorhanden ist, zeigt eine deutliche äussere Segmentirung, entsprechend den seitlichen Darmästen (Fig. 81). Anfangs ist der Körper noch cylindrisch, um sich erst im weiteren Laufe der Entwicklung abzuplatten und Turbellarienform anzunehmen. Leider ist eine Bestätigung der kurzen Mittheilung Agassiz' bisher noch nicht erfolgt.

2. Tricladen.

Die Verschiedenheit der Entwicklung bei den Süsswasser-Dendrocölen (Tricladen) von derjenigen bei den Polycladen ist dadurch zu erklären, dass sie sich unter ganz anderen Bedingungen vollzieht. In den von den Süsswasser-Dendrocölen abgelegten, zur Grösse des Thieres unverhältnissmässig umfangreichen Cocons finden sich ausser den Eizellen noch eine grosse Anzahl von Dotterzellen. Nach Metschnikoff (No. 15) stellt sich bei Planaria polychroa das Verhältniss beider Zellenarten so, dass auf 4—6 Eizellen etwa 10000 Dotterzellen kommen. Bei Dendrocoelum lacteum sind dagegen 20—40 Eizellen in einem Cocon vorhanden (Jijima No. 8, Hallez No. 7). Die Dotterzellen umgeben die Eizellen in radiärer Anordnung und erfüllen den übrigen Raum des Cocons. Sie vermögen sich amöboid zu bewegen, indem sie Pseudopodien aussenden.

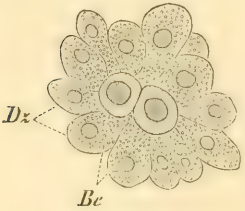
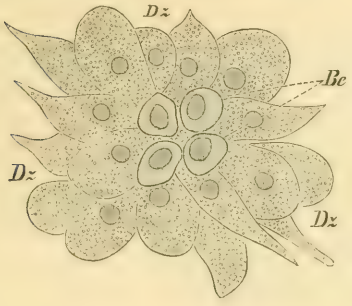


Fig. 82. Furchungsstadium von zwei Blastomeren (*Be*), mit den umgebenden Dotterzellen (*Dz*), von Dendrocoelum lacteum, (nach Jijima).

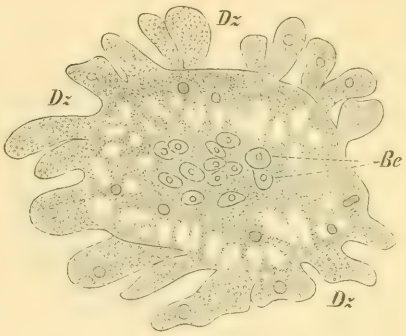
Sobald die ersten Stadien der Furchung an der Eizelle abgelaufen sind (Fig. 82 u. 83), macht sich die auffallende Erscheinung geltend, dass die Blastomeren nicht im Zusammenhang bleiben, sondern weit auseinanderrücken (Fig. 83 u. 84). Sie liegen ganz isolirt, als ob sie

[1]) Diese in einer russischen Zeitschrift publicirte Arbeit Metschnikoff's: „Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien", Notizen der neurussischen Gesellsch. der Naturforscher Bd. V, 1887, war uns leider ebensowenig zugänglich wie eine andere von Salensky: Die Entwicklung von Enterostomum. Protokolle der Gesellsch. naturforschender Freunde zu Kasan. 1872—73. (Leuckart, Jahresbericht. Arch. f. Naturgesch. Bd. 40, II. 1874.)

keinerlei Beziehungen zu einander hätten, wie z. B. das 13zellige Stadium von Dondrocoelum erkennen lässt (Fig. 84). Man würde geneigt sein, hierbei an eine Missbildung zu denken, wenn nicht die Beobachtungen von Metschnikoff, Jijima und Hallez in dieser Beziehung völlig übereinstimmten. Auch weiterhin verläuft die Entwicklung in höchst origineller Weise, und zwar sind diese Eigenthümlichkeiten offenbar eine Folge der grossen Menge von Nährsubstanz, welche vom Embryo aufgenommen werden muss.



83



84

Fig. 83 und **84.** Furchungsstadium von Dendrocoelum lacteum (nach Hallez).

In dem einen Stadium 4, im anderen 13 Blastomeren (*Bl*), mit umgebenden Dotterzellen (*Dz*), die im letzteren Stadium theilweise zu einer gemeinsamen Masse zusammengeflossen sind. Darin sind ihre (dunkel gehaltenen) Kerne noch sichtbar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung löst sich ein Theil der umgebenden Dotterzellen auf, so dass der Embryo jetzt in einer feinkörnigen protoplasmatischen Masse gelegen ist, in welcher man noch einzelne Kerne der Dotterzellen erkennt (Fig. 84). Die Theilungen der Blastomeren nehmen ihren Fortgang und als Folge derselben ergiebt sich ein rundlicher Haufen von 70—80 regellos aneinander gelagerten Zellen. An ihm machen sich bald Veränderungen geltend, welche die Anlage der Keimblätter zur Folge haben. Von den peripheren Embryonalzellen rücken einige an den Rand der umgebenden homogenen Nährmasse und bilden hier, indem sie sich abplatten und aneinanderschliessen, eine dünne Membran. Weiterhin zeichnet sich in der Masse der nur lose aneinandergelagerten Embryonalzellen eine kleine Gruppe derselben dadurch aus, dass sie einen festeren Zusammenhalt aufweist. Diese rundliche Zellengruppe liegt anfangs inmitten der Embryonalmasse, rückt aber später an die Peripherie. Hier tritt sie in Verbindung mit dem Ectoderm. Indem sie sich dann aushöhlt und ihre Zellen sich in verschiedene Schichten differenziren, wird sie zu dem provisorischen Organ, welches man als Embryonalpharynx bezeichnet (Fig. 85 *A*). An ihn legen sich nach innen vier Zellen an, welche einen wenig umfangreichen Raum einschliessen. Diess ist nach Hallez die erste Anlage des Darms (Fig. 85 *A*). Pharynx- und Darmanlage würden als Entoderm anzusprechen sein. Die Wanderzellen, welche zwischen Ectoderm und Entoderm übrig bleiben, würden sich dagegen nicht als Mesoderm bezeichnen lassen, da aus ihnen nach Hallez späterhin noch immer Ectoderm- wie Entodermelemente hervorgehen sollen. Zunächst tragen diese

Wanderzellen zur Bildung der Muskulatur des Embryonalpharynx bei, indem sie sich spindelförmig ausgezogen an dessen Aussenseite anlegen.

Die Bedeutung des Pharynx, der nunmehr Schluckbewegungen auszuführen beginnt, liegt allein in der Aufnahme der Dotterzellen ins Innere des Embryos (Fig. 85 *B*). Sobald der Pharynx zu functioniren beginnt, füllt sich der Darm sehr rasch mit Dotterzellen, und er sowohl wie der ganze Embryo schwillt infolgedessen bedeutend an. Das wenig umfangreiche Entoderm und ebenso das Ectoderm werden ausserordent-

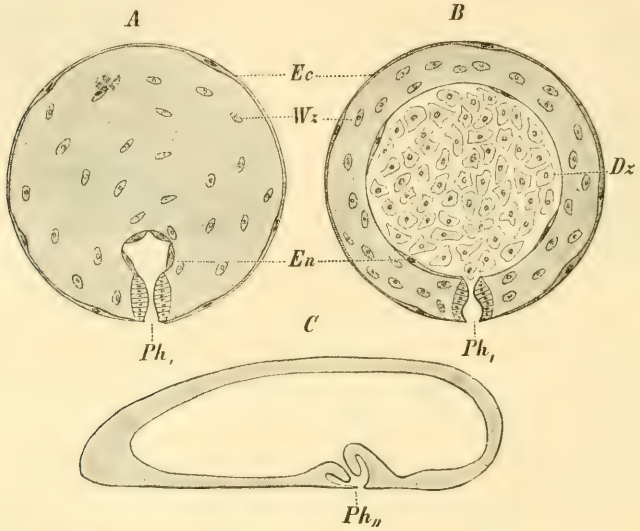


Fig. 85. Schnitte durch Embryonen von Dendrocoelum lacteum (etwas schematisch nach Hallez).

Ec Ectoderm, *En* Entoderm, *Dz* Dotterzellen, Ph_1 provisorischer Embryonalpharynx und definitiver Pharynx (in Fig. *C*, Ph_n), *Wz* Wanderzellen.

lich stark gedehnt, so dass sie sich nur noch schwer nachweisen lassen. Um ein Bersten dieser dünnen Schichten zu verhindern, treten von den Wanderzellen aus weitere Zellen in den Verband jener Schichten ein. Die Darstellung Metschnikoff's, dass sich von aussen eingewanderte Dotterzellen zum Epithel des Darmes formiren, wird von Hallez nicht bestätigt. Nach diesem Forscher bildet das ursprüngliche Entoderm immer eine, wenn auch sehr schwache Wand gegen das parenchymatöse Gewebe des Embryos. Dieses Entoderm soll freilich nur provisorischer Natur sein. Es schwindet später, und jetzt legen sich die angrenzenden Wanderzellen zur Bildung der Darmwand zusammen. Unmittelbar bevor diese secundäre Ausbildung des Darmes stattfindet, würde sich der Embryo gewissermassen in den Zustand der darmlosen Turbellarien befinden, bei denen die Nahrungskörper direct in das Körperparenchym gelangen. Hier wäre allerdings eine Darmhöhle vorhanden, sie würde aber vom Körperparenchym begrenzt. Sollten sich diese Beobachtungen bestätigen, so könnten sie vielleicht ein Licht auf das Zustandekommen der Verhältnisse werfen, wie sie bei den Acöliern obwalten.

Die verzweigte Gestalt des Tricladendarmes kommt auf ähnliche Weise wie bei den Polycladen zu Stande, indem Bindegewebssepten von der Peripherie her gegen die Medianlinie vorwachsen. Dieses Gewebe,

wie die Körpermuskulatur verdankt seinen Ursprung den Wanderzellen. Desgleichen gehen aus diesen die Geschlechtsorgane hervor (Jijima).

Die Anlage des Nervensystems fanden die genannten drei Autoren tief im Körpergewebe, liegend und sie konnten von einem Zusammenhange derselben mit dem Ectoderm nichts erkennen. Wenn sich die Angabe Hallez' als richtig erweist, dass Elemente der Wanderzellen auch nachträglich noch zur Bildung der Ectodermlage verwendet werden, liesse sich eine solche Entstehungsweise des Nervensystems vielleicht eher auf die ectodermale zurückführen, welche wir bei den Polycladen kennen lernten. Zu leugnen ist freilich nicht, dass das erste Auftreten des Nervensystems der Tricladen für eine mesodermatische Entstehungsweise spricht, wie sie ihm auch seinerzeit von den Brüdern Hertwig (Cölomtheorie) zugeschrieben wurde. Ist doch auch für die verwandten Nemertinen neuerdings wieder das Nervensystem vom Mesoderm hergeleitet worden (Hubrecht).

Wenn der Embryonalpharynx seine Function erfüllt hat, schliesst sich die provisorische Mundöffnung, der Pharynx wird zurückgebildet, und eine unregelmässige Anhäufung von Zellen liegt an seiner Stelle. In ihr entsteht sodann eine Höhlung, deren zellige Auskleidung das innere Epithel der Pharyngealtasche darstellt, denn auch der definitive Pharynx bildet sich am selben Ort. Wie es scheint, geht er also aus dem Entoderm, bezgl. Mesoderm hervor, während bei den Polycladen eine Einstülpung des Ectoderms den Anlass zu seiner Bildung giebt. Indem die umliegenden Zellen an der Bildung des Pharynx theilnehmen, resultirt daraus seine cylindrische Gestalt. Schon bevor der Pharynx die definitive Gestaltung erreicht, stellt sich die Verbindung des ihn umgebenden Hohlraumes (Pharyngealtasche) mit dem Darmlumen her, und später bricht auch die Mundöffnung nach aussen durch.

Während der geschilderten Entwicklungsvorgänge hat der Embryo seine Gestalt mehrfach geändert. Anfangs eiförmig wird er nach der Aufnahme der Dotterzellen kuglig, zieht sich dann zur Zeit der Bildung des definitiven Pharynx wieder in die Länge und plattet sich an der Ventralseite ab (Fig. 85 *C*). Der zugespitzte Theil entspricht dem vorderen Körperabschnitt.

3. Rhabdocölen.

Die Entwicklung der rhabdocölen Turbellarien ist noch am wenigsten bekannt. Verschiedene Formen, den Gattungen Prorhynchus, Prostomum, Mesostomum, Schizostomum und Makrostomum angehörig, wurden durch Hallez (No. 6) in einzelnen Entwicklungsstadien untersucht, und zwar stellte Hallez seine Untersuchungen nur an Wintereiern an. Diese von einer festen Kapsel umgebenen Eier werden mittelst eines schleimigen Secrets an Wasserpflanzen angeheftet. Bei manchen Formen (Prostomum lineare und Steenstrupii) zieht sich die Kapsel in einen Stiel aus, vermittelst dessen sie an festen Gegenständen ansitzt (Fig. 86), in ganz ähnlicher Weise, wie diess auch bei den Süsswasser-Dendrocölen der Fall ist. In jeder Kapsel findet sich gewöhnlich nur eine Eizelle, in selteneren Fällen deren zwei (Prostomum

Fig. 86. Gestielte Eikapsel von Prostomum Steenstrupii mit 2 Eizellen (*Ez*) u. umgebenden Dotterzellen (nach Hallez).

Steenstrupii). Wie bei den Süsswasser-Dendrocölen nehmen die Eizellen nur einen geringen Theil der Kapsel ein, deren übriger Raum von den Dotterzellen erfüllt ist (Fig. 86).

Trotz der Anwesenheit der Dotterzellen verläuft die Entwicklung in ähnlicher Weise wie bei den Polycladen. Vielleicht würden sich hierin, wenn die Entwicklung der Rhabdocölen erst näher bekannt wird, Uebergänge finden, welche das abweichende Verhalten der Tricladen erklären lassen.

Nach der Ausstossung der Richtungskörper und der Befruchtung theilt sich das Ei zunächst in zwei, dann in 4 gleichgrosse Blastomeren Von diesen schnüren sich vier kleinere ab (Salensky). Die weiteren Theilungsvorgänge konnten von Hallez nicht beobachtet werden, doch ist ihr Resultat eine epibolische Gastrula, die ganz derjenigen gleicht, welche wir bei den Polycladen kennen lernten. Das Ectoderm bedeckt sich mit Cilien, und der Embryo schwimmt in der Masse der Dotterzellen. Er hat somit den Werth einer Larve, die nur nicht zu völlig freiem Leben gelangt, in ähnlicher Weise wie die Larven der Gnathobdelliden und Oligochäten nur innerhalb des Cocons leben und sich von dem darin befindlichen Eiweiss nähren. —

In einem späteren Stadium des Embryos sieht man das Entoderm zu einer continuirlichen Lage geordnet. Seine Höhlung verbindet sich durch den Pharynx mit der Aussenwelt. Es scheint, als ob derselbe, wie bei den Tricladen, entodermaler Natur sei. Die Dotterzellen werden durch ihn ins Innere des Darms befördert. Doch erreicht der Pharynx der Rhabdocölen im Gegensatz zu demjenigen der Tricladen sofort seine definitive Gestaltung. — Dadurch, dass sich der anfangs kugelförmige Embryo in die Länge streckt und abplattet, nimmt er die Gestalt des Plattwurms an. Bei Prostomum lineare lässt eine Einstülpung des Ectoderms am Vorderende des Thieres die Rüsselscheide und den Rüssel entstehen.

Allgemeines.

Bei Betrachtung der Turbellarienentwicklung fällt zunächst der radiäre Bau der Embryonalanlage ins Auge: Die vier grossen Blastomeren, von denen sich oben und unten die Entodermzellen losgelöst haben, die radiär angeordneten Ectodermzellen, vor Allem aber die vier Mesodermgruppen. Dieses Verhalten weist darauf hin, die Turbellarien mit radiär gebauten Thieren in Verbindung zu setzen, wie diess auch wirklich von verschiedenen Seiten geschehen ist, sei es auf anatomischer, sei es auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage (Kowalevsky, Selenka, Lang, Chun, Goette). Man versuchte die Turbellarien auf Ctenophoren zurückzuführen.

Nach den neuen Untersuchungen von Metschnikoff (No. 16) an Ctenophoren bietet die Embryonalentwicklung dieser Gruppe mancherlei Aehnlichkeit mit derjenigen der Polycladen. Von den anfangs vorhandenen vier Blastomeren schnüren sich die Ectodermzellen ab und umwachsen die ersteren von oben her. Wie bei den Polycladen sind auch hier 4 Mesodermgruppen vorhanden, die ebenfalls, wenn auch in etwas anderer Weise, von den grossen Blastomeren ihren Ursprung nehmen. Das fernere Verhalten des Mesodermgewebes zeigt bei beiden Gruppen insofern eine Uebereinstimmung, als es den ganzen Raum zwischen Ectoderm und Entoderm erfüllt. Da die Ctenophoren von niederstehenden Formen die einzigen sind, welche ein derartiges Mesodermgewebe aufweisen, so liegt es schon deshalb nahe, die Turbellarien zu ihnen in Beziehung zu setzen.

Was die vielfach vorgenommene Vergleichung der Organsysteme von Ctenophoren und Turbellarien, zumal diejenige des Gastrovascularapparats betrifft, so ist diese wenig befriedigend. Von einer gewissen Bedeutung scheint uns dagegen der Hinweis Lang's auf die Stellung und Bewegungsart der Wimpern bei den Turbellarienlarven zu sein. Die Wimpern sind in regelmässigen Querreihen an der Wimperschnur angeordnet, und es bewegen sich alle Cilien einer Querreihe zu gleicher Zeit in einer Weise, die ganz an das Schlagen der Schwimmplättchen der Ctenophoren erinnert. Wenn die Cilien einer Reihe mit einander verschmolzen wären, sagt Lang, so würde das so entstandene Gebilde sich nicht von einem solchen Schwimmplättchen unterscheiden lassen. Wie weit freilich die von Lang versuchte Homologisirung der acht Wimperlappen mit den Rippen der Ctenophoren Giltigkeit beanspruchen darf, ist recht fraglich.

Möglicherweise lässt sich auch das Gehirn der Turbellarien auf die Scheitelplatte der Ctenophoren zurückführen. Embryologisch ist durch Lang nachgewiesen, dass der anfänglich aborale Pol des Embryos gegen das vordere Körperende hin verlagert wird. Dort entsteht dann das Gehirn. Fände die Verschiebung nicht statt, so würde es am aboralen Pol seinen Ursprung nehmen und damit die gleiche Lage haben wie die Scheitelplatte der Ctenophoren. Vielleicht sind sogar die Otolithenblasen der Turbellarien, die sich bei einigen Formen (Monotiden, Otomesostoma nach v. Graef) dem Gehirn dicht anlegen, als Reste der Otolithenblase der Ctenophoren zu betrachten.

Immerhin ist hervorzuheben, dass Turbellarien und Ctenophoren, selbst wenn sie aus einer einheitlichen Wurzel hervorgingen, sich so stark verändert haben, dass die Vergleiche nur allgemeinerer Natur sein können. Dass wir den als Bindeglied zwischen Ctenophoren und Turbellarien proklamirten Zwischenformen, Coeloplana und Ctenoplana (No. 9 u. 10) keine solche Bedeutung zuschreiben, haben wir schon oben erwähnt (pag. 101). Immerhin haben solche Formen für uns den Werth zu zeigen, wie sich der Uebergang freischwimmender Radiärthiere in kriechende, bilaterale Formen vollzogen haben könnte.

II. Trematoden.

Das Ei der Trematoden ist ein Product des Ovariums und der Dotterstöcke. Die letzteren liefern für jedes Ei eine Anzahl von Zellen, welche die Eizelle umlagern und im Verlauf der Entwicklung von dem Embryo aufgebraucht werden. Dieser verlässt das Ei meist auf einer Entwicklungsstufe, welche noch weit von der Organisation des Mutterthieres entfernt ist. Bevor er diese erreicht, hat er noch einen complicirten Entwicklungsgang durchzumachen.

1. Distomeen.

Die **Embryonalentwicklung** ist uns am genauesten durch die Untersuchungen von Schauinsland (No. 8) bekannt geworden. Bei Distomum tereticolle liegt die Eizelle an dem Pol des Eies, welcher durch den Deckel der Eischale ausgezeichnet ist (Fig. 87 *A*). Der übrige Theil des Eies wird durch die Dotterzellen gebildet, welche jetzt noch ihre zellige Natur erkennen lassen, allmählich aber der Degeneration verfallen. Die Eizelle theilt sich in zwei, vier Zellen u. s. f., bis sich der Keim über einen grossen Theil des ganzen Eies erstreckt (Fig. 87 *B* u. *C*). Am Scheitel des Embryonalzellenhaufens unterscheidet sich eine Zelle bald

von den übrigen, indem sie ihre kugelförmige Gestalt verliert und die obersten Zellen wie eine Art Kappe bedeckt (Fig. 87 *C*, *Kz*). Sie theilt sich bald in zwei Zellen, welche nach unten vorwachsen, sich dabei in eine dünne Membran ausziehend. An der Bildung dieser dünnen Hüllmembran nehmen übrigens noch mehr Zellen Theil, wenn erst der Nahrungsdotter ganz von Furchungszellen verdrängt ist (Fig. 87 *D* u. *E*). In diesem Stadium stellt der Keim eine solide Zellenmasse dar, umgeben von der Hüllmembran, welche sich von dem Zellencomplex abhebt (Fig. 87 *E*). Unterhalb der Hüllmembran differenzirt sich jetzt im ganzen Umfang des Embryos eine Lage platter Zellen, welche Schauinsland als Ecto-

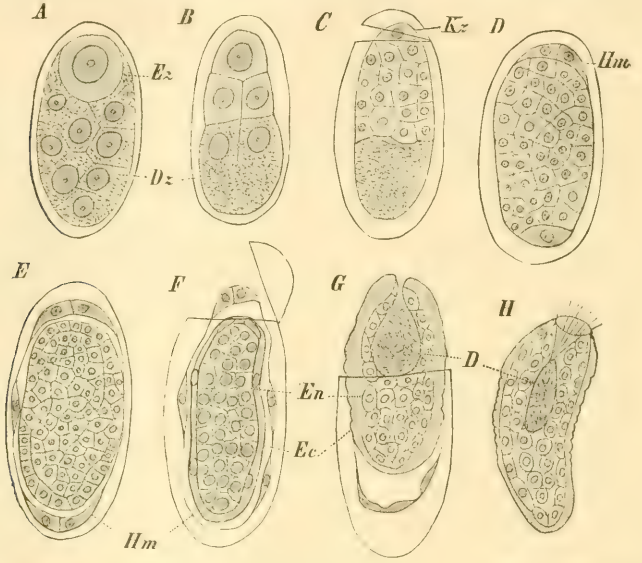


Fig. 87. *A*—*H* Embryonalentwicklung von Dist. tereticolle (nach Schauinsland).

D Darm, *Dz* Dotterzellen, *Ez* Eizelle, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Hm* Hüllmembran, *Kz* Kalottenzelle.

derm anspricht und von welchen er glaubt, dass sie ähnlich wie die Hüllmembran infolge einer Umwachsung der Zellenmasse von einer Seite her entstanden ist. Dann würde also eine epibolische Gastrula vorliegen (Fig. 87 *E* u. *F*).

Die weiteren Veränderungen des Embryos bestehen zunächst darin, dass die Kerne der Ectodermzellen allmählich schwinden und das ganze Ectoderm sich zu einer dünnen Cuticula-ähnlichen Lage umgestaltet, an deren Oberfläche borstenartige Gebilde auftreten (Fig. 87 *H*). — Von den Zellen des Entoderms haben sich eine Anzahl zur Bildung des Darmsackes aneinander gelegt, der etwa die Hälfte des Körpers erfüllt (Fig. 87 *G*). Ein weiterer Theil der Entodermzellen legt sich der Ectodermhaut an, während die übrig bleibenden, zwischen jenen und dem Darm gelegenen Zellen den Character embryonaler Zellen bewahren. Sie stellen die Keimzellen dar, aus denen späterhin die neue Generation hervorgeht. Indem sich auf dem vorliegenden Stadium die Zellen des Ectoderms sowohl, wie diejenigen, welche den Darm bilden, von den dazwischenliegenden gesondert haben, lassen sich die letzteren jetzt als einem dritten Keimblatt, dem Mesoderm, zugehörig betrachten.

Hat der Embryo das geschilderte Stadium erreicht, so durchbricht er die zu einer zarten glashellen Haut gewordene Hüllmembran, der Deckel der Eischale öffnet sich, und der Embryo gelangt nach aussen (Fig. 87 *F* u. *G*). Hier kriecht er lebhaft umher, wobei er sich besonders des Rüssels bedient. Zu einem solchen ist der Vordertheil des Darms umgestaltet worden, indem er sich ein- und ausstülpen lässt. Bei dem in Fig. 87 *H* abgebildeten Embryo ist der Rüssel mitsammt dem vorderen Abschnitt des Körpers eingezogen. Hierdurch kommt eine Art von Trichter zu Stande, welcher von den Chitinborsten umstanden ist.

Die Embryonen anderer Distomeen entwickeln auf den Zellen des Ectoderms Wimpern, mittelst deren sie sich im Wasser fortbewegen (Fig. 88 u. 89 *A*). Die Bildung einer Hüllmembran wurde von Schauinsland bei verschiedenen Distomum-Arten beobachtet. Zwei Distomeen (D. cylindraceum und mentulatum) scheinen beim Verlassen der Eischale ausser der Hüllmembran sogar die flimmernde Ectodermschicht abzuwerfen. Aehnliche Vorgänge werden wir bei Betrachtung der Bandwurmentwicklung wiederfinden. Auf ihre Bedeutung soll dort näher eingegangen werden.

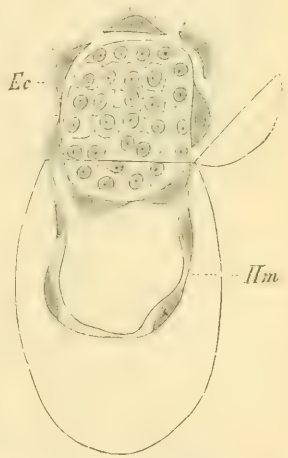


Fig. 88. Aus dem Ei gepresster Embryo von Dist. globiporum (nach Schauinsland).

Die Ectodermzellen (*Ec*) sind theilweise abgelöst.

Hm Hüllmembran.

Weiterer Entwicklungsgang. Die Distomeenlarve muss, um sich weiter entwickeln zu können, ein anderes Wohnthier aufsuchen. Die Vorgänge, welche sich bei ihrer Ausbildung abspielen, schildern wir zunächst von Distomum hepaticum, dessen Entwicklungsgang uns zumal durch die fortgesetzten Untersuchungen Leuckarts, sowie durch diejenigen von Thomas, bekannt geworden ist.

Die Eier von Distom. hepaticum finden sich in Menge in der Gallenblase des von dem Wurm bewohnten Wirthsthieres. Von hier gelangen sie in den Darmcanal, um mit dem Koth nach aussen entleert zu werden. Ihre Entwicklung beginnt erst ausserhalb des Wirthsthiers. War das Ei durch Zufall in Wasser gelangt, so sind damit die günstigen Entwicklungsbedingungen gegeben. Nach etwa 3—6 Wochen verlässt der Embryo das Ei (Schwankungen in der Zeit der Entwicklung sind durch die höhere oder niedere Temperatur bedingt). Mit Hilfe der ihn dicht bedeckenden Wimpern vermag sich der Embryo oder besser die Larve leicht im Wasser fortzubewegen. Sie besitzt einen x-förmigen Augenfleck (Fig. 89 *A*). Darunter liegt ein Ganglion. Der Darm ist wenig ausgebildet. Zwei Flimmertrichter repräsentiren bereits die Anlage des Excretionssystems. Der übrige Theil des Körpers ist erfüllt von den Keimzellen, deren Ursprung wir bereits gelegentlich der Embryonalentwicklung kennen lernten und deren Bedeutung in der Production der weiteren Entwicklungsstadien des Distomum besteht.

In dem beschriebenen Zustande kann die Larve bis 8 Stunden lang herumschwimmen, dann geht sie zu Grunde, wenn sie nicht eine Schnecke auffindet, in deren Athemhöhle sie sich einbohrt, wobei ihr nach Thomas der (auch als Tastorgan gedeutete) Kopfzapfen gute Dienste leisten soll. Als Zwischenwirth von Dist. hepaticum ist jetzt mit Sicherheit

Limnaeus minutus (s. truncatulus) anzusehen, wie die Untersuchungen Leuckart's gezeigt und diejenigen von Thomas bestätigt haben. In die Athemhöhle oder andere Organe der Schnecke gelangt, wirft die Larve ihr Flimmerkleid ab und scheidet eine Cuticula-ähnliche Hülle um sich aus. Sie wächst jetzt und wird zu einem sackförmigen Körper, den man als Sporocyste anspricht (Fig. 89 *B*). In ihr vergrössern sich die Keimzellen, und indem sie sich fortgesetzt theilen, liefern sie die Zellenhaufen, welche einer neuen Generation den Ursprung geben. — Die Sporocyste hat ausserdem die Fähigkeit, sich durch Quertheilung zu vermehren. Zu diesem Behufe schnürt sie sich in der Mitte des Körpers durch und liefert zwei neue Sporocysten.

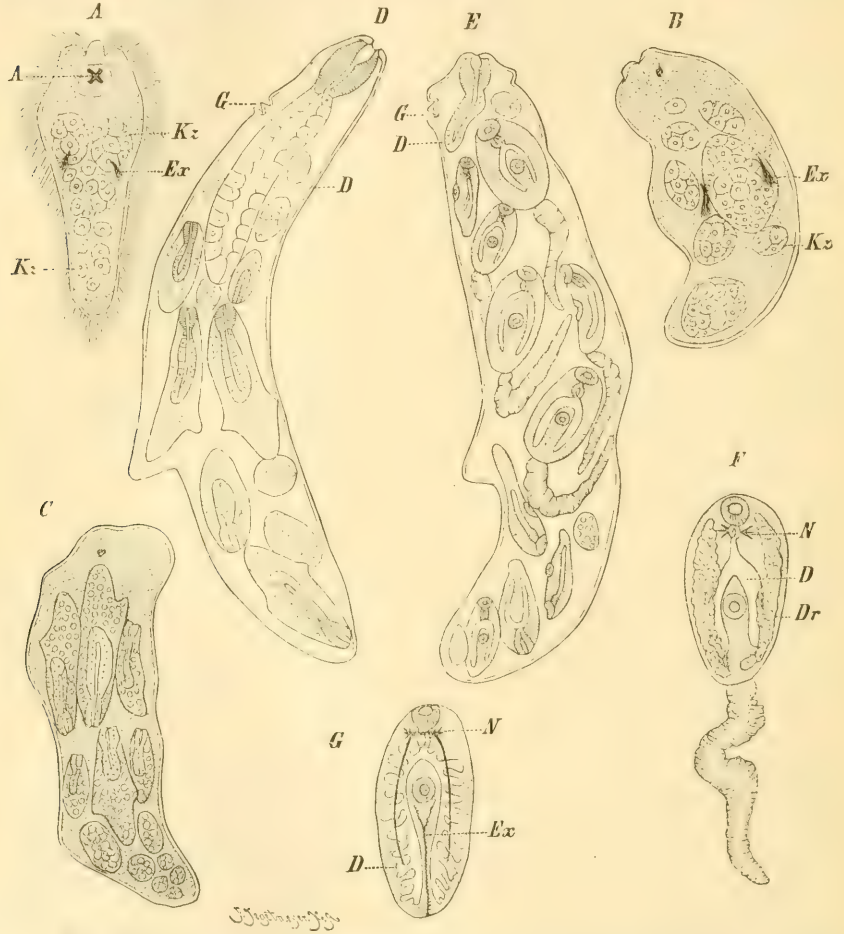


Fig. 89. *A* — *G* Entwicklungsgang von Distomum hepaticum (nach Leuckart). *A* Larve mit Augenfleck (*A*), dem darunter liegenden Ganglion und Keimzellen (*Kz*), *B* junge Sporocyste, mit Keimzellenhaufen im Innern, aus der Athemhöhle der Schnecke, *C* ältere Sporocyste mit jungen Redien, *D* Redie mit Redien und Keimballen im Innern, aus der Leber der Schnecke, *E* Redie mit Cercarien und Keimballen, aus der Leber der Schnecke. *F* Freischwimmende Cercarie. *G* Junger Leberegel aus den Gallengängen des Schafs, mit beginnender Verästelung des Darms.

A Augenfleck, *D* Darm, *Dr* Drüsenmasse zu beiden Seiten im Körper der Cercarie, *Ex* Excretionssystem, *G* Geburtsöffnung der Redie, *Kz* Keimzellen, *N* Nervensystem.

Die in den Sporocysten erzeugte Generation besteht wiederum aus sackförmig gestalteten Wesen, die aber höher organisirt sind als die Sporocyste, da sie mit Mund und Darmcanal ausgerüstet sind und da die einzelnen Abschnitte des Körpers, sowie seine Organe besser differenzirt erscheinen (Fig. 89 *C*). Der Mund ist sogar von einer Art Saugnapf umgeben, welcher das Thier befähigt, sich an den Organen des Wirthes zu fixiren. Ausserdem führt der Schlund Schluckbewegungen aus, und der Darm zeigt sich zu verschiedenen Zeiten mehr oder weniger gefüllt; er funktionirt also. Diese neue Generation hat man mit dem Namen Redien belegt (Fig. 89 *D* u. *E*).

Bezüglich des Ursprungs der Redien stehen sich zwei Ansichten gegenüber, indem sie die einen (Leuckart, Schwarze) direct auf die Keimzellen zurückführen, die anderen (Wagener, Biehringer) ihre Entstehung aus wandständigen Zellen befürworten. Wenn Schwarze streng für die eine, Biehringer für die andere Entstehungsweise eintritt, so scheint uns diese Differenz keine grosse, da wir oben gesehen haben, wie die wandständigen und die Keimzellen embryologisch gleichen Ursprungs sind. Eine Differenzirung in bestimmte histologische Elemente scheint dann auch bei einem Theil der Wandzellen noch nicht eingetreten zu sein, und sie können sich deshalb in gleicher Weise weiter entwickeln wie die eigentlichen Keimzellen. Damit stimmt denn auch die Angabe von Thomas überein, welcher die Redien sowohl von Keimzellen wie von den wandständigen Zellen ableitet. Ist der Vorrath der ersteren verbraucht, so dürften die letzteren an die Reihe kommen.

Bezüglich der Art und Weise, in welcher die Redien (resp. später die Cercarien) entstehen, fasst Schwarze diesen Vorgang geradezu als der Eifurchung entsprechend auf. Die einzelne Keimzelle theilt sich und liefert einen Morula-ähnlichen Zellenhaufen, aus welchem schliesslich die Redie (bezw. die Cercarie) hervorgeht. Die Keimzelle entspricht also dem Ei, und es läge dann ein Fall von parthenogenetischer Entwicklung vor (Leuckart). Der ganze Entwicklungsgang würde somit nicht als Generationswechsel s. str. (Metagenese), sondern als Heterogonie anzusehen sein, worauf schon von Grobben (Cestoden Litt. No. 4) hingewiesen worden ist.

Wenn die Redien die gehörige Ausbildung erreicht haben, verlassen sie die Sporocyste, indem sie deren Wandung sprengen. Sie wandern aus der Athemhöhle in die anderen Organe der Schnecke, zumal in die Leber ein. Hier nehmen sie an Grösse zu, und bald lassen sich in ihnen wieder Ballen von Keimzellen erkennen, aus denen abermals Redien von ungefähr der gleichen Gestaltung hervorgehen, wenn die Jahreszeit kalt ist, im Winter also (Fig. 89 *E*). Fällt dieses Entwicklungsstadium dagegen in die warme Jahreszeit, so bilden sich aus den Keimzellen anders gestaltete Wesen, die geschwänzten Cercarien (Fig. 89 *E* u. *F*). Im anderen Falle nehmen die Cercarien erst in den Redien der zweiten Generation ihren Ursprung.

Die Entstehungsweise der Cercarien ist von Schwarze (No. 9) eingehend studirt worden. Wie erwähnt findet dieser Forscher darin grosse Uebereinstimmung mit der Bildung des Embryos. Der Morula-ähnliche Zellenhaufen, welcher aus der Keimzelle hervorging, bildet sich in der Weise weiter aus, dass sich eine periphere Zellschicht, eine centrale compacte Zellmasse und eine dazwischen liegende Schicht sondern. Die erstere liefert die Hautschicht, welche als ein metamorphosirtes Epithel anzusehen ist; aus der centralen Masse gehen die Genitalorgane hervor, während die zwischenliegenden Parthieen des „Meristems“ die übrigen Organe entstehen lassen. Vor der

centralen Masse ordnet sich eine Anzahl von Zellen in regelmässiger Weise an. Es ist diess die Anlage des Darmes, welcher sich später aushöhlt und sich in die beiden, auf ähnliche Weise entstehenden Darmschenkel fortsetzt. Durch solche regelmässige Anordnung von Zellen wird auch im hinteren Körperabschnitt der centrale Theil des Excretionsapparates gebildet. Mehr peripher entsteht die Anlage des Nervensystems und die Hautmuskelschicht. Der übrig bleibende Theil des Meristems wird zum Parenchymgewebe des Körpers.

Die Cercarie lässt schon einigermassen die Organisation des fertigen Distomums erkennen, so einen vorderen und einen auf der Bauchfläche gelegenen Saugnapf (Fig. 89 *F*). Inmitten des ersteren liegt die Mundöffnung, welche in den muskulösen Pharynx und von da in den gegabelten Darm führt. Das Schlundganglion mit den beiden Seitenstämmen und das zweigetheilte Excretionssystem ist vorhanden. An den Hintertheil des Körpers setzt sich aber ein langer muskulöser Schwanz an. In diesem Zustande verlässt die Cercarie die Redie durch die am Vorderende gelegene Geburtsöffnung (Fig. 89 *E*) und sucht ihren Weg nach aussen, indem sie sich mit Hilfe der Saugnäpfe und des Schwanzes durch die Gewebe des Wohnthieres hindurcharbeitet. Nur kurze Zeit währt ihr freies Leben im Wasser. Bald setzt sie sich an Pflanzen fest, die sich am Wasserrand finden. Den Schwanz wirft sie ab und scheidet eine Cyste um sich aus. Dazu dient ihr eine grosse Menge von Drüsenzellen, welche zu beiden Seiten im Cercarienkörper gelegen sind und welche dem Thier ein charakteristisches Aussehen verleihen (Fig. 89 *F*). Diese Drüsen erscheinen an der freien Cercarie als weisse, undurchsichtige Masse. Wenn aber ihr Inhalt bei der Encystirung der Cercarie nach aussen getreten ist, zeigt sich der Körper des jungen Wurmes völlig durchsichtig (Fig. 89 *G*). — Wird die Cyste mit den Pflanzen, an denen sie befestigt ist, von einem Schaf verschlungen, so löst sich die Hülle in dessen Magen, der junge Wurm wird frei und gelangt schliesslich in die Leber, wo er sich im Verlauf von ca. 6 Wochen zum geschlechtsreifen Distomum hepaticum ausbildet.

Im Verlaufe ihres Entwicklungsganges zeigen die einzelnen Distomeen grosse Verschiedenheit. Nicht immer verlassen die Embryonen im Freien das Ei. Sie werden von dem Zwischenwirth direct aufgenommen und schlüpfen erst im Darm desselben aus (Dist. ovocaudatum nach Leuckart). Aus den Embryonen braucht sich nicht wie bei Dist. hepaticum erst eine Sporocyste und dann aus ihr eine Redie zu entwickeln, sondern sie können sich auch direct zur Redie umbilden. Sporocyste sowohl wie Redie erzeugen in den meisten Fällen sofort Cercarien. Sehr abweichend gestaltet sich die Sporocyste bei Dist. macrostomum und Gasterostomum fimbriatum. Sie bildet hier schlauchförmige Ausläufer, welche zur Aufnahme der Cercarien dienen. Die als Leucochloridium bekannte Sporocyste von Dist. macrostomum, welche die Leber und andere Organe von Succinea amphibia bewohnt, erreicht einen ausserordentlich grossen Umfang, indem sie ihre Ausläufer bis in die Fühler der Schnecke schickt, wo dieselben infolge ihrer äusserlichen Aehnlichkeit mit Insectenlarven von Vögeln erblickt und aufgefressen werden (Zeller, Heckert).

Die in den Keimschläuchen erzeugten Cercarien zeigen eine sehr verschiedenartige Gestaltung. Diess betrifft hauptsächlich ihren Schwanzanhang, wie die in Fig. 90 und 91 abgebildeten, eigenthümlich gestalteten Cercarien erkennen lassen. Die eine von ihnen, Cercaria setifera

Villot,[1]) eine marine Form, welche einer in Scrobicularia tenuis lebenden Sporocyste entstammt, besitzt einen ausserordentlich umfangreichen, mit Borsten besetzten Schwanz. Die andere (Fig. 91) hat sogar zwei Schwänze, die aber beim Schwimmen nach vorn gerichtet werden. Diese Cercarie von Gasterostomum fimbriatum ist unter dem Namen Bucephalus polymorphus bekannt. — Unter Umständen fehlt der Schwanz dem Cercarienstadium gänzlich. Dieser Fall tritt ein, wenn die Cercarien keine Wanderung zu unternehmen haben, sondern in ihrem Wirthsthier so lange verweilen, bis sie mit diesem von einem andern Thier, dem definitiven Wirth, aufgenommen werden. Da sie kein freies Leben durchmachen, brauchen sie auch keine besonderen Bewegungsorgane. Die schwanzlosen Cercarien von Distomum macrostomum (erzeugt im Leucochloridium paradoxum) gelangen zugleich mit Theilen des Keimschlauchs in den Darm des definitiven Trägers, in dessen Cloake sie geschlechtsreif werden (Zeller). In der Regel kommt die Cercarie infolge activer Wanderung aus ihrem ersten Zwischenwirth in einen zweiten, der naturgemäss wieder ein Wasserthier ist, sei es abermals eine Schnecke oder ein Wurm, Krebs, Insect, eine Muschel, ein Fisch oder Amphibium. In diesem zweiten Zwischenwirth wirft die Cercarie den Schwanz ab und kapselt sich ein. Zu neuem Leben erwacht der junge Wurm erst dann, wenn sein Träger von einem anderen, gewöhnlich höher stehenden Thier, als Nahrung aufgenommen und verdaut wird. Dadurch löst sich die Cyste, und das junge Distomum

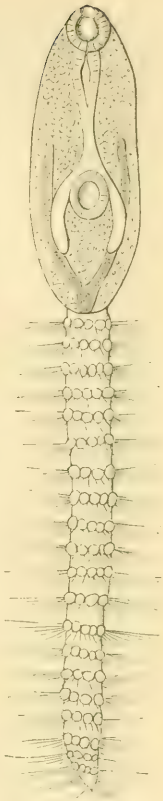


Fig. 90. Cercaria Villoti Monticelli[1]) (nach Villot).

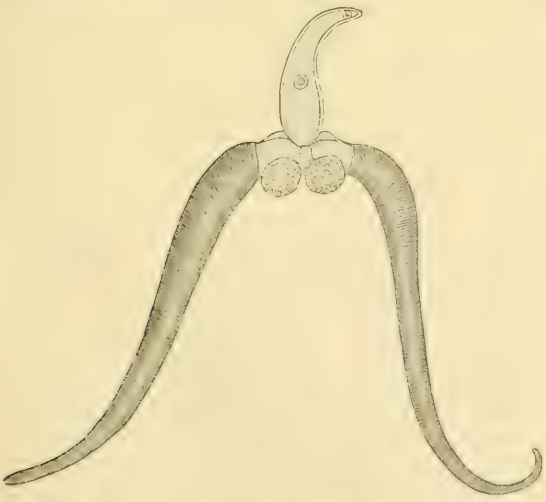


Fig. 91. Cercarie von Gasterostomum fimbriatum (nach Ziegler).

erreicht nunmehr das Stadium des geschlechtsreifen Thieres. Dass der zweite Zwischenwirth aber auch ausfallen kann und die Cercarie nach einer Einkapselung im Freien direct in den definitiven Wirth übergeht, haben wir bei Dist. hepaticum gesehen. Die mehrfach gemachte Angabe, dass geschwänzte Cercarien direct in den definitiven Träger einwandern könnten (z. B.

[1]) Die Cercaria setifera von Villot nennt Monticelli Cercaria Villoti, da die Bezeichnung setifera einer anderen Art zukommt (Monticelli: Sulla Cercaria setifera Müller. Bolletino di Naturalisti in Napoli Vol. 2. 1888).

die Cercaria macrocerca von Dist. cygnoides in die Harnblase des Frosches), hat sich nicht bestätigt, vielmehr scheinen diese Cercarien stets das Cystenstadium durchlaufen zu müssen.

Fig. 92. Embryo von Monostomum mutabile, kurz nach dem Ausschlüpfen (nach v. Siebold). *R* Redie.

Ein höchst bemerkenswerthes Verhalten zeigen die Embryonen von Monostomum mutabile und flavum, zweier Distomeen, die sich in Brust- und Augenhöhlen verschiedener Wasservögel finden. Die Embryonen verlassen bereits im Uterus des Mutterthieres die Eihülle. Diese Distomeen sind also lebendig gebärend. In jedem Embryo liegt bereits ein Redien-ähnliches Wesen (Fig. 92). Der Embryo producirt also hier die neue Generation, noch bevor er Zeit hat, einen Zwischenwirth aufzusuchen und in ihm zur Sporocyste auszuwachsen. Zweifellos dürfte sein, dass der Sprössling aus den Keimzellen des Embryos gebildet wird.

2. Polystomeen.

Die Eier setzen sich auch bei den Polystomeen aus der eigentlichen Eizelle und aus Dotterzellen zusammen (Fig. 93). Ihre Hülle ist gedeckelt und zuweilen mit einem langen, fadenförmigen und gewundenen Fortsatz versehen, der den Eiern zur Befestigung dient [Diplozoon]. Der Entwicklungsgang gestaltet sich hier viel einfacher, indem der Embryo bereits innerhalb der Eihülle ziemlich die Gestalt des Mutterthiers erreicht (Gyrodactylus) oder doch nur eine Metamorphose, nicht aber einen Generationswechsel (Heterogonie) durchläuft.

Die ersten Entwicklungsvorgänge wurden nur wenig untersucht. Am besten kennen wir sie (durch Zeller [No. 16 u. 17]) von Polystomum integerrimum, welches in der Harnblase des Frosches lebt. Seine Eier werden in das Wasser entleert, woselbst bald die Furchung beginnt. Das Resultat derselben ist ein kugeliger Zellenhaufen, welcher später eine längliche Gestalt annimmt und damit schon die Form des Embryos erkennen lässt. An diesem treten bald die Anlagen der Augen, die 16 Häkchen der Haftscheibe, der Hohlraum des Darmes und der Schlundkopf hervor (Fig. 94). Der ausschlüpfende Embryo besitzt zudem fünf Wimperreihen, von denen die drei vordersten der Bauchfläche, die beiden hinteren der Rückenfläche angehören. Dazu kommt noch ein Wimperbesatz vorn am Kopf (Fig. 94). Auf diesem Stadium verlässt der Embryo das Ei und sucht nun eine Froschlarve auf, an deren Kiemen er sich vermittelst der Haken und Saugnäpfe festhält. Hier veröden die Wimperzellen, die dem Thier nicht mehr von Nutzen sind, und die Polystomeenlarve

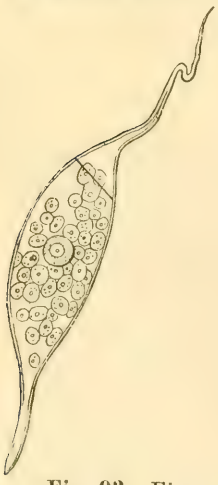


Fig. 93. Ei von Microcotyle Mormyri, innerhalb dessen gedeckelter Schale eine Eizelle, umgeben von Dotterzellen liegt (nach Lorenz aus Hatschek's Lehrbuch).

Fig. 94. Embryo von Polystomum integerrimum kurz nach dem Ausschlüpfen (nach Zeller).

nähert sich immer mehr der Gestaltung des Mutterthiers. Diese kann es in ausserordentlichen Fällen bereits in der Kiemenhöhle erhalten, in der Regel ist diess aber nicht der Fall, sondern das junge Polystomum dringt bei der Rückbildung der Kiemen in die Mundhöhle der Froschlarve ein, durchwandert deren ganzen Darm und gelangt schliesslich von der Cloake aus in die Harnblase, wo es die Geschlechtsreife erreicht.

Als bewimperte Larve verlässt auch das wegen seiner späteren Lebensgewohnheiten merkwürdige Diplozoon paradoxum das Ei (Zeller [No. 18]). Die unter dem Namen Diporpa bekannte Larve trägt Saugnäpfe und Haken, mit deren Hilfe sie sich an den Kiemen von Süsswasserfischen (Phoxinus laevis z. B.) befestigt. Hier kann sie sich Wochen und Monate lang aufhalten, um sich allmählich der Organisation des reifen Thiers zu nähern. Bevor sie diese aber erlangt, ist es nöthig, dass sich das eine Individuum mit einem zweiten verbindet und zwar zu dauerndem Zusammenleben. Diess geschieht in der Weise, dass die Larve mit ihrem Bauchsaugnapf einen zapfenförmigen Auswuchs umgreift, welcher am Rücken des anderen Thieres gelegen ist. Sodann wendet und krümmt das zweite Individuum seinen Körper so, dass es mit seinem Bauchsaugnapf ebenfalls den Rückenzapfen des Genossen zu ergreifen vermag. In dieser Stellung erscheinen beide Thiere fest verwachsen und erreichen so den geschlechtsreifen Zustand. —

Sehr merkwürdig ist der Entwicklungsgang von Gyrodactylus elegans, eines ebenfalls an den Kiemen der Fische lebenden Polystomiden. Seine Fortpflanzung schliesst sich an die oben geschilderte von Monostomum an, indem auch bei ihm der noch im mütterlichen Körper befindliche Embryo bereits wieder einen Embryo in sich trägt; ja, dieser letztere lässt ebenfalls schon die Anlage eines neuen Individuums in sich erkennen, so dass also vier Generationen in einander geschachtelt sind (Wagener, Metschnikoff). Hier produciren demnach wie bei Monostomum die Keimzellen sehr bald die neue Generation; im Uebrigen aber unterscheidet sich dieser Entwicklungsgang principiell nicht von dem der übrigen Trematoden. Um den Grund dieser beschleunigten Production zu verstehen, müsste man die Vorgänge selbst, sowie die Lebensgewohnheiten des Thieres genauer kennen.

III. Cestoden.

Die Eier der Cestoden zeigen grosse Aehnlichkeit mit denen der Trematoden. Wie diese setzen sie sich aus der eigentlichen Eizelle und einer Anzahl von Dotterzellen zusammen, oder wo die letzteren fehlen, scheint doch eine ihnen entsprechende Nebendottermasse vorhanden zu sein. Umgeben sind die Eier von einer dünnen Eihaut, die zuweilen einen aufklappbaren Deckel besitzt. Die Entwicklung der Eier läuft meistens schon im Uterus des Mutterthiers ab; bei manchen Formen findet sie aber auch erst nach der Ablage des Eies im Freien statt. Im letzteren Falle ist die Hülle stärker ausgebildet.

Die Untersuchungen von E. van Beneden u. Villot an Taenien und zumal diejenigen von Schauinsland an Bothriocephalen haben gezeigt, dass die Embryonalentwicklung der Cestoden in ganz ähnlicher Weise verläuft wie die der Trematoden.

Nach Schauinsland vollzieht sich die Entwicklung der *Bothriocephalen* in zweierlei verschiedener Weise, je nachdem sich die Embryonen vor oder nach der Eiablage ausbilden. Die unentwickelt ins

Wasser abgelegten Eier sind dickschalig, gedeckelt und mit einer grossen Anzahl von Dotterzellen versehen. Aus ihnen gehen Larven hervor, die ein dichtes Wimperkleid tragen. Die Eier der zweiten Art sind dünnschalig, ungedeckelt und nur mit relativ wenig Nahrungsmaterial versehen. Die in ihnen enthaltenen Embryonen sind nackt.

Die Embryonalentwicklung der Bothriocephalen schliesst sich eng an diejenige der Distomeen an. Die Furchung verläuft in ganz ähnlicher Weise wie dort. Schon frühzeitig differenziren sich an den beiden Polen des länglichen Keims zwei Zellen, die ihm kalottenförmig aufsitzen. Sie umwachsen ihn dann und bilden eine Hüllmembran um ihn. Darauf sondert sich in der von der Hüllmembran umgebenen kugelförmigen Zellenmasse wiederum eine Zelle, die den Keim zuerst ebenfalls kalottenförmig bedeckt und ihn sodann umwächst. Späterhin erscheint diese Aussenschicht aus mehreren Zellen bestehend. Damit ist das Ectoderm gebildet. Der Embryo besteht jetzt aus einem einschichtigen Ectoderm und einer soliden Entodermmasse (Fig. 95). In der letzteren treten sechs chitinöse Häkchen auf. Hiermit ist die Ausbildung des Embryos vollendet. Derselbe soll allein durch die innere (Entoderm-)Masse repräsentirt werden. Von ihr hebt sich das Ectoderm ab, so dass zwischen beiden ein Spaltraum entsteht. Der Embryo ist nunmehr von zwei Hüllen (ausser der Eihaut) umgeben, dem Ectodermmantel und der Hüllmembran. Auch hierin wiederholen sich die für die Distomeen geschilderten Verhältnisse, und ein Vergleich der Fig. 95 mit Fig. 88 (auf pag. 117) lässt ohne Weiteres die grosse Uebereinstimmung in diesen Entwicklungsstadien der beiden Gruppen erkennen.

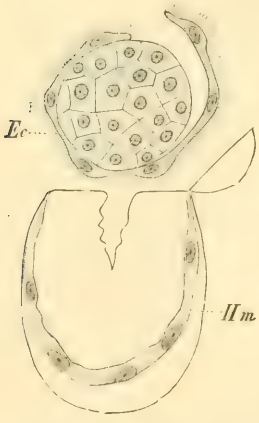


Fig. 95. Aus dem Ei gedrückter Embryo von Bothriocephalus latus. *Ec* Ectoderm, *Hm* Hüllmembran. (Nach Schauinsland.)

Während die Hüllmembran beim Verlassen des Eies vom Embryo in der Eischale zurückgelassen wird, nimmt er den Ectodermmantel mit sich (Fig. 95). Dieser dient zu activer Bewegung, wenn er bewimpert ist, oder er quillt im Wasser so stark auf, dass er der Larve zugleich als schützende Hülle, sowie zu dem Zweck dient, die Larve dem Gewicht des Wassers ungefähr gleich zu machen und dadurch ihr Flottiren im Wasser zu erleichtern. Wo Wimperhaare vorhanden sind, erscheinen dieselben anfangs nur kurz und nehmen erst allmählich an Länge zu. Bei Bothriocephalus latus erreichen die sehr zarten Wimperhaare eine sehr bedeutende Länge. Nachdem die Larve einige Zeit, unter Umständen Tage lang, im Wasser umhergeschwommen ist, entledigt sie sich des Mantels, gleichviel ob derselbe bewimpert ist oder nicht. In manchen Fällen (wie zuweilen auch bei Bothriocephalus latus) kann sie den Mantel gleich anfangs mit der Hüllmembran abstreifen. Auch in diesem nackten Zustande vermag die Larve noch eine Zeit lang frei zu leben, geht aber schliesslich zu Grunde, wenn sie keinen geeigneten Wirth findet.

Schauinsland fasst die Umwachsung des Keims durch die kalottenförmigen Zellen, welche sich in ungefähr gleicher Weise zweimal wiederholt, als eine Epibolie auf. Dementsprechend muss er dann bei der Abwerfung der oberflächlichen Schichten eine vollständige Entfernung des Ectoderms

annehmen. Der Embryo entwickelt sich nur aus dem Entoderm. Als Stütze dieser Ansicht gilt ihm, dass bisher bei den Cestoden sowohl wie bei den Trematoden kein eigentliches Körperepithel gefunden wurde. Diese Thatsache soll dafür sprechen, dass ectodermale Gebilde hier nicht vorhanden sind, eine Ansicht, die auch Leuckart (No. 8) vertritt. Jedenfalls verdient dann die Entstehung der Cuticula-ähnlichen Hautschicht eine eingehende Untersuchung. Wenn sie, wie zu vermuthen ist, (E. Ziegler, Schwarze u. a.) durch Umwandlung einer oberflächlichen Zellschicht entsteht, so würde dieses eben dem Körperepithel entsprechen. Die Frage, ob bei der Abstossung der Aussenschicht sämmtliches Ectoderm entfernt wird oder doch noch Zellen davon zurückbleiben, dürfte bei der Kleinheit der Eier schwer zu entscheiden sein.

Die Bildung der Larvenhäute bei den Trematoden und Cestoden erinnert in auffälliger Weise an Amnion und Pilidium bei den Nemertinen. Da ähnliche Vorgänge jedoch bei den Turbellarien nicht auftreten, zu denen die Trematoden und Cestoden auf der einen, die Nemertinen auf der anderen Seite Beziehungen aufweisen und da die Turbellarien als die ursprünglicheren Formen zu betrachten sind, so haben wir es hier wohl nur mit analogen Vorgängen zu thun.

Die Embryonalentwicklung der Taenien weicht von derjenigen der Bothriaden einigermassen ab, führt aber schliesslich zu einem ähnlichen Endresultat wie diese (Leuckart No. 8, Moniez No. 9, E. van Beneden No. 2). Ein Unterschied wird von Anfang an schon dadurch bedingt, dass das dem Ei mitgegebene Dottermaterial nicht ein so reichliches ist, oder doch nicht in Gestalt gesonderter Zellen auftritt. Bei Taenia serrata liegt die Eizelle in diesem Dottermaterial eingebettet. In anderen Fällen scheint der Dotter in noch innigere Beziehung zu der Eizelle zu treten. Doch geht aus den für die einzelnen Formen etwas verschiedenen Angaben der Autoren hervor, dass schon bei den ersten Theilungen des Eies auch hier das Nährmaterial separirt wird. Es sind ein oder mehrere ziemlich umfangreiche, meist körnige Zellen, die zuerst abgeschnürt und dann allmählich verbraucht werden, während sich das übrige Zellenmaterial weiter vermehrt. Bei Taenia cucumerina allerdings soll das gesammte Ei durch eine ziemlich reguläre Furchung direct in die embryonale Zellenmasse übergehen (Moniez). In der Weiterentwicklung der Taenien können wir die Charactere wiederfinden, welche wir bei den Bothriaden beobachteten, wenn auch der Gang im Einzelnen ein etwas anderer ist. Auch bei den Taeniaden sondern sich frühzeitig einige Zellen ab, welche den Keim als Hüllmembran umwachsen. Eine zweite Membran kann bei den als Blasenbandwürmer bezeichneten Taenien eine etwas andere Beschaffenheit aufweisen, als wir sie bisher kennen lernten. Sie cuticularisirt, nimmt eine radiärstreifige Beschaffenheit an und bildet so schliesslich eine feste Haut um den von ihr umschlossenen Embryo, welcher in diesem Stadium bereits mit 3 Paaren von Haken ausgerüstet ist. An ihm lässt sich übrigens nach van Beneden schon früh eine Randschicht von der anders beschaffenen inneren Zellenmasse unterscheiden, wie auch Schauinsland von kleineren peripheren u. grösseren centralen Zellen spricht. Man ist geneigt, hierbei an eine Differenzirung in die beiden Keimblätter zu denken, obwohl eine solche nach Schauinsland nicht vorhanden sein soll. Das gesammte Ectoderm ist nach ihm mit den beiden Membranen von der ferneren Antheilnahme am Aufbau des Embryos ausgeschlossen, und dieser besteht nur aus einer gleichartigen Zellenmasse, dem Entoderm.

Dieser Punkt und zumal die Entstehung der Schichtung des Embryos scheint uns dringend erneuter Untersuchung bedürftig.

Die Homologie der Embryonalhüllen von Bothriocephalen, Taenien und Distomeen sehen wir mit Schauinsland als zweifellos an. Die verschiedenartige Ausbildung der zweiten Membran zu einer Flimmerschicht in dem einen, zu einer Chitinlage im anderen Falle ist durch die Lebensweise der betr. Würmer bedingt. Die einen leben in Thieren, die fortwährend mit dem Wasser in Berührung kommen. In diesem entwickeln sich die abgelegten Eier sehr bald und bedürfen keines besonderen Schutzes. Die anderen bewohnen Landthiere. Ihre Eier gelangen mit der Proglottis ins Freie, und je mehr die bereits entwickelten Embryonen gegen das Austrocknen geschützt sind, desto mehr Aussichten haben sie für die Erhaltung ihrer Existenz. Daher die Ausbildung der Chitinhaut. Hingegen kann bei solchen Taenien, welche in wasserbewohnenden Thieren leben, die chitinisirte Embryonalhülle wegfallen und dafür eine dünne Membran eintreten, ähnlich dem flimmerlosen Ectodermmantel mancher Bothriocephalen (Schauinsland No. 12).

Die weitere Entwicklung des sechshakigen Embryos (Fig. 96 *A*) erfolgt erst, nachdem derselbe in einen Zwischenwirth eingewandert ist. Diess kann entweder direct geschehen, wenn der Embryo, wie bei den Bothriaden eine frei schwärmende Larve darstellt und so ohne Weiteres in ein Wasserthier einwandert, oder die Embryonen gelangen auf passivem Wege, noch von der Eihülle umschlossen, in den Zwischenwirth. Das geht meistens auf die Weise vor sich, dass das Bandwurmglied, welches an Pflanzen umherkriecht, zugleich mit der Nahrung aufgenommen wird. Im Magen wird die Proglottis verdaut, die Eier werden dadurch frei, ihre Hülle platzt, und die Embryonen finden sich nunmehr im Innern des Darmcanals. Hier verharren sie nicht lange, sondern dringen mittelst bohrender Bewegungen ihrer Häkchen in die Darmwand ein. Dabei scheinen sie ins Innere der Blutgefässe zu gelangen und werden wohl durch den Blutstrom weiter fortgeführt, um schliesslich in verschiedenen Organen, sehr oft in der Leber, zuweilen im Gehirn, in der Muskulatur u. s. f. ihren definitiven Wohnsitz zu nehmen. Dort beginnt bald ein energisches Wachsthum, welches zugleich verbunden ist mit einer Wucherung des umgebenden Gewebes, so dass dieses eine Hülle um den eingedrungenen Fremdkörper bildet. Letzterer wirft nunmehr die Haken ab, an seiner Oberfläche tritt eine ziemlich dicke Cuticula auf, und unterhalb derselben differenziren sich Rings- u. Längsmuskelfasern. Auf diese folgt nach innen eine bindegewebsartige Rindenschicht, welche sich von dem centralen parenchymatösen Gewebe unterscheidet. (Fig. 96 *B*.) Letzteres lässt bald Lücken erkennen, in denen eine wässrige Flüssigkeit auftritt. Dadurch, dass diese Lücken in einander fliessen, kommt schliesslich ein weiter mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum im Innern des Körpers zu Stande. Damit hat die Entwicklung des Bandwurms das Stadium erreicht, welches man als Finne, Blasenwurm oder Cysticercusblase bezeichnet. Dasselbe wurde der Sporocyste der Trematoden verglichen, obwohl es mit ihr weder im Bau noch in Bezug auf seine Weiterentwicklung besondere Aehnlichkeit aufweist.

Nur in seltenen Fällen scheint die Bildung des Hohlraums in der Finne in sehr reducirtem Maassstabe zu erfolgen oder ganz zu unterbleiben. So ist es z. B. nach Leuckart der Fall bei den in der Lunge von Krähen und in der Leibeshöhle von Lacerta vivipara aufgefundenen Finnen (Pietocystis

variabilis und P. Dithyridium Diesing). Bei ihnen zeigt sich der ganze Körper von einer continuirlichen Bindesubstanz erfüllt.

In ähnlicher Weise wie bei dem Bandwurm selbst ist das Excretionssystem des Blasenwurms organisirt. Es setzt sich aus Capillaren zusammen, die mit Flimmertrichtern im Gewebe ihren Ursprung nehmen und in grössere Stämme einmünden. Letztere vereinigen sich zu den Hauptstämmen, die am Hinterende zu einem kurzen Schlauch zusammenfliessen können und dort nach aussen münden (G. Wagener, Leuckart).

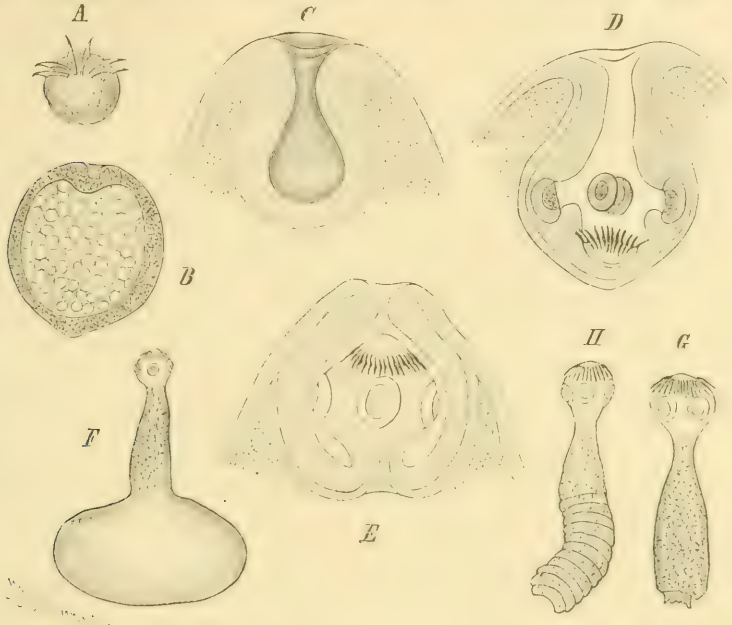


Fig. 96. *A—H* Entwicklung des Bandwurms vom Embryo bis zum Scolex. (Nach Leuckart.)

A Sechshakiger Embryo. *B* Finne von Taenia saginata. *C—E* Kopfzapfen der Finne (Cysticercus pisiformis) von Taenia serrata. *C* Vor der Anlage der Saugnäpfe und Haken, *D* mit der Anlage von Saugnäpfen und Haken, *E* im umgestülpten Zustande. *F* Ausgestülpter Kopfzapfen mit anhängender Blase von Taenia solium. *G* Scolex von Taenia serrata mit Resten der abgefallenen Blase. *H* Junger Bandwurm (T. serrata), der das Scolexstadium erst vor Kurzem verlassen hat und an dem deshalb nur erst wenige Glieder vorhanden sind.

In dem geschilderten Zustande kann die Finne längere oder kürzere Zeit verharren, vermag aber dabei ihren Umfang zu vergrössern. Die Echinococcus-Finne, welche mehrere Monate auf einem solchen Stadium stehen bleibt, erreicht in dieser Zeit ungefähr die Grösse einer Wallnuss, kann sich aber bekanntlich noch bedeutend vergrössern; die von Taenia coenurus wächst binnen fünf Wochen zu Erbsengrösse heran. Die meisten Finnen erreichen im Verlauf von ungefähr drei Wochen den Durchmesser von etwa 1 mm. Sodann macht sich am vorderen Pole eine rege Zellwucherung bemerkbar. Dieselbe wächst in Form eines Zapfens nach innen vor (Fig. 96 *B* u. *C*). Der Zellwucherung entspricht an der Aussenfläche der Blase eine grubenförmige Einsenkung, die mit dem Wachsthum des Zapfens an Tiefe zunimmt. Das Ganze stellt die Anlage des Bandwurmkopfes (Scolex) dar, der demnach als Einstülpung der

Blasenwand seine Entstehung nimmt (Fig. 96 *B—F*). Es scheint, dass der Mangel an Platz, welchem der Blasenwurm infolge seiner Lebensweise unterworfen ist, sich derart geltend machte, dass der Scolex nicht als Anhang am Körper entsteht, wie es am natürlichsten schiene, sondern in einer Einstülpung der Blase gebildet und erst später nach aussen vorgestülpt wird.

Als grubige Vertiefungen der Seitenwandung des Zapfenhohlraums legen sich die Saugnäpfe an und auf seinem Grunde bilden sich die Haken des Bandwurmkopfes (Fig. 96 *D*). Dieser ist nunmehr im Negativ völlig ausgebildet vorhanden. Seine definitive Gestaltung erhält er dadurch, dass er, mit dem untersten Theile, dem späteren Rostrum beginnend, sich völlig umkrämpelt (Fig. 96 *E*) und nach aussen vorstülpt (Fig. 96 *F*). Dann erscheint er als Ausstülpung der Blase, und diese hängt seinem Hinterende an (Fig. 96 *F*).

Ehe sich die letzteren Entwicklungsvorgänge, sowie die Umbildung zum Bandwurm völlig vollziehen können, ist es nöthig, dass der Cysticercus in ein anderes Thier gelangt. Diess geschieht dadurch, dass sein Träger oder Theile desselben von dem definitiven Wirth des Bandwurms genossen werden. Im Magen des Endwirthes verliert der Scolex seine Schwanzblase, indem diese verdaut wird In Fig. 96 *G* sieht man noch geringe Reste der Blase dem soeben frei gewordenen Scolex anhängen. Dieser begiebt sich meistens weiter nach rückwärts im Darm, senkt seinen Haftapparat in dessen Schleimhaut ein und indem sich an ihm eine Gliederung bemerkbar macht, wird er zum eigentlichen Bandwurm (Fig. 96 *H*). Für gewöhnlich soll nur der unmittelbar am Kopf ansitzende Halstheil des Scolex in den definitiven Wurm hinübergenommen werden, während alles Uebrige zerfällt. Leuckart beobachtete solche Jugendstadien von Taenia solium, die sich im Darm ihres Trägers frei bewegten, indem sie ihre Saugnäpfe armartig vorstreckten und wieder verkürzten. Sie waren nicht mehr so langgestreckt, wie diess nach ihrer Ausstülpung aus der Finne der Fall ist (vgl. Fig. 96 *F*), sondern zeigten nur einen kurzen stummelförmigen Anhang. — Die Bildung der Glieder erfolgt in der Weise, dass das Endglied das älteste ist und die jüngsten sich immer in der Nähe des Kopfes einschieben. Gliederbildung und Wachsthum verlaufen so rasch, dass der Bandwurm bald eine bedeutende Länge erhält und die hinteren Glieder sich aus dem Verbande lösen. Sie gelangen mit dem Koth des Thieres nach aussen, wo sie langsam umherkriechend angetroffen werden.

In den jüngeren Proglottiden ist von dem Genitalapparat noch nichts zu bemerken. Derselbe entsteht aus dem gewissermassen noch auf embryonaler Stufe verharrenden Parenchymgewebe im centralen Theil der Proglottis, indem sich hier eine dichtere Anhäufung der Zellen bemerkbar macht. Diese anfangs rundliche Zellmasse streckt sich später in die Länge und differenzirt sich in der Weise, dass sich an ihr drei in der Längsaxe des Wurmes gelegene Zellenstränge unterscheiden lassen. F. Schmidt, der die betr. Verhältnisse an Bothriocephalus latus untersuchte, fand, dass aus diesen drei Strängen der Leitungsapparat hervorgeht, welcher demnach früher angelegt wird als die Keimdrüsen. Infolge einer reichlichen Zellvermehrung wachsen die Stränge weiter aus und der am ehesten differenzirte ventrale wird zur Vagina, der dorsale zum Vas deferens und die dazwischen liegende umfangreiche Zellenmasse zum Uterus. An Proglottiden von Bothriocephalus, die ungefähr 50 cm hinter dem Kopf liegen, sind die Leitungsapparate mit der Körperbedeckung in Verbindung getreten, und die

Geschlechtsöffnungen zu erkennen. Etwa 10 cm hinter dem Kopf erscheint die Genitalanlage nur als dunkler Längsstreifen in der Mittellinie der Glieder. Die Keimdrüsen und Dotterstöcke entstehen ebenfalls aus dem Parenchymgewebe, unabhängig vom Leitungsapparat, mit dem sie sich erst durch Stränge von Parenchymzellen verbinden, welche sodann ausgehöhlt werden.

Allgemeines. Der Entwicklungsgang der Cestoden hat verschiedene Deutung gefunden. Die ältere, durch Steenstrup begründete Auffassung betrachtet ihn als echten Generationswechsel. Indem sie den Scolex auf ungeschlechtlichem Wege aus der Finne hervorsprossen und ihn selbst dann durch Theilung in die Proglottiden zerfallen lässt, folgen nach dieser Auffassung auf eine geschlechtliche Generation, deren Product der Embryo (Blasenwurm) ist, je zwei ungeschlechtliche. Dagegen wurde mit Rücksicht auf den Umstand, dass allem Anschein nach die Continuität des Individuums gewahrt bleibt, in neuerer Zeit der Entwicklungsgang des Bandwurms als Metamorphose aufgefasst (Grobben No. 4, Claus No. 3). Für diese Ansicht sprechen verschiedene sehr einfach organisirte Bandwürmer, wie Archigetes, und ein in der Leibeshöhle von Cyclops lebender Bandwurm (Leuckart No. 7 und A. Gruber No. 5). Diese Cestoden scheinen den definitiven Zustand zu erreichen, ohne erst das typische Cysticercusstadium durchzumachen. Der letztere wird direct zum geschlechtsreifen Thier, der erstere wandelt sich aus dem Embryo einfach dadurch zum Geschlechtsthier um, dass sich sein Körper in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt sondert, wodurch der Wurm ein Cercarien-ähnliches Aussehen gewinnt (Leuckart No. 7). Betrachtet man den hinteren Abschnitt des Körpers als der Blase äquivalent, so würde dieser Bandwurm schon im Cysticercuszustande die Geschlechtsreife erlangen.

Wie Archigetes repräsentirt auch der ungegliederte und mit einfachem Geschlechtsapparat versehene Caryophillaeus zeitlebens ein Stadium, welches dem Scolex anderer Bandwürmer sammt einem dazugehörigen Gliede gleichwerthig ist. Demnach würde die Entwicklung des Embryos zum Scolex einer Metamorphose entsprechen, wobei allerdings zu bemerken ist, dass hier mit der Blase Theile des Körpers abgestossen werden, welche anfangs den Körper des ganzen Individuums darstellten. Aehnlich verhält sich aber auch die Entstehung der Nemertine aus dem Pilidium und des Seesterns aus der Bipinnaria, ohne dass wir diese Vorgänge als Generationswechsel bezeichnen.

Bezüglich des zweiten Vorgangs der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, nämlich der Theilung in die Proglottiden, sind solche Fälle besonders bemerkenswerth, in welchen wie bei einigen Acanthobothrien und Echinobothrien die Proglottiden nach der Ablösung längere Zeit fortzuleben vermögen und sich um das Mehrfache ihres Volumens vergrössern. Sie gewähren den Eindruck, als ob man es mit selbstständig lebenden, etwa Distomeen-ähnlichen Individuen zu thun habe. Doch muss man wohl auch hier an die erste Entstehung der Cestoden denken und auf solche Formen zurückgehen, welche wie Caryophillaeus und Amphiptyches den Genitalapparat nur in der Einzahl aufweisen. Sie dürften durch Uebergangsformen wie Amphilina (vgl. weiter unten pag. 130) auf Trematoden-ähnliche Formen zurückzuführen sein. Anfangs war der Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden, später trat er in der Mehrzahl auf, und dieses Verhalten führte aus Nützlichkeitsgründen zur Ablösung einzelner Glieder des Körpers. Die Liguliden können uns hier vielleicht einen Anhaltspunkt geben. Wenn auch die Verhältnisse, welche wir bei ihnen finden, als rückgebildete anzusehen sind, so können sie doch als Rückkehr zu einem früheren Verhalten angesehen werden. Bei den Liguliden

wiederholen sich die Genitalorgane im Körper, ohne dass eine äusserliche Gliederung des letzteren eintritt. Das ganze Thier entspricht also einem Individuum mit segmentaler Anordnung der Organe und nicht einem Thierstock. Die Genitalorgane selbst stimmen mit denjenigen der äusserlich gegliederten Cestoden überein, und es scheint deshalb, als ob wir hier ein Verhalten vor uns haben, welches einem ursprünglicheren Stadium der Cestoden entspricht.

Obgleich nach dem Vorhergehenden der Entwicklungsgang der Bandwürmer als Metamorphose aufzufassen wäre, ist es doch zweifellos, dass er bei einigen Formen einen echten Generationswechsel darstellt. Dies gilt von den Formen, bei welchen mehr als ein Scolex in der Finne entsteht. Die Finne von Taenia coenurus erzeugt eine grosse Anzahl von Bandwurmköpfen (an 500) in ihrem Innern, und im Blasenwurm von Taenia echinococcus entstehen sogar Tochterblasen, die ihrerseits Bandwurmköpfen den Ursprung geben. Hier, wo der Embryo viele Individuen aus sich hervorgehen lässt, von denen jedes die Organisation des Bandwurms erhält, kann nur von einem Generationswechsel die Rede sein. Die Köpfe entstehen durch Knospung in der Finne, sie wachsen zu den gegliederten Würmern heran und producieren die Geschlechtsstoffe. Es wechselt also in diesem Fall eine geschlechtliche mit einer ungeschlechtlichen Generation ab. Noch complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn sich eine Generation von Tochterblasen einschiebt, die an der Mutterblase knospen und sodann erst in sich die Köpfe entstehen lassen. —

Zum Schluss weisen wir nochmals auf die Beziehungen zwischen Cestoden und Trematoden hin. Neben anderen anatomischen Characteren ist es besonders der Bau des Genitalapparats, welcher beide Gruppen einander sehr nahe bringt. Hier wie dort tragen Dotterstöcke neben den eigentlichen Keimstöcken zur Production der Eier bei, die sich dementsprechend aus zweierlei Zellen zusammensetzen. Auch die Entwicklung verläuft in homologer Weise und zeigt vor Allem eine grosse Uebereinstimmung in der Bildung der Embryonalhüllen. Bei Betrachtung der weiteren Stadien des Entwicklungscyclus werden wir durch Formen, wie sie Archigetes (siehe oben pag. 129), der als geschlechtsreife cysticercoide Larve aufgefasst werden muss, darbietet, auf den Vergleich des Cysticercus-Stadiums der Cestoden mit der Cercarie der Trematoden geführt, wobei der Schwanzanhang der Cercarie dem blasenförmigen Hinterende des Cysticercus gleichzusetzen ist (Claus). Bei einer solchen Auffassung müssen wir die Sporocysten und Redien als secundär eingeschobene Glieder des Entwicklungs-Cyclus betrachten. Sie stellen uns im Wesentlichen parthenogenetisch sich fortpflanzende Larvenformen dar, bei denen die Organisation und Gestalt der Cercarie secundär eine Abänderung und theilweise Rückbildung erfahren hat. Bei den meisten Cestoden muss demnach die Entwicklung vom Ei bis zum ausgebildeten Bandwurm als eine einfache Metamorphose betrachtet werden und nur bei den Echinococcusblasen ist ein Generationswechsel zu erkennen, indem hier die Jugendformen (Cysticercus-Stadien) die Fähigkeit besitzen, sich durch Knospung zu vermehren. Die Entwicklung der Trematoden hingegen zeigt sich unter dem Bilde einer Heterogonie, bei welcher in den Entwicklungscyclus mehrere Generationen parthenogenetisch sich fortpflanzender Larvenformen eingeschoben sind.

Für die nahe Verwandtschaft von Trematoden und Cestoden spricht ausser der anatomischen und embryologischen Uebereinstimmung das Vorhandensein einer Form, Amphilina foliacea, die in ihrer äusseren Gestalt eher den Trematoden gleicht und ihnen auch früher (unter dem Namen Mono-

stomum foliaceum Rud.) zugezählt wurde, die aber infolge des Fehlens eines Darmcanals und nach dem Bau der Genitalorgane zu den Cestoden gestellt werden muss (G. Wagener No. 15). Ihr Körper ist von blattförmiger Gestalt, der Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden. Die Embryonalentwicklung verläuft wie bei Trematoden u. Cestoden (Salensky No. 11). Das Ei setzt sich aus einer Eizelle u. den Dotterzellen zusammen. Es wird eine Embryonalhülle gebildet, die der Embryo durchbricht. Dieser selbst ist mit 10 Haken bewaffnet, ähnlich denen der Bandwurmembryonen.

Was die Herleitung der Trematoden betrifft, so sind dieselben auf freilebende Turbellarien-ähnliche Plathelminthen zurückzuführen, welche sich einem parasitischen Leben anbequemten.

Litteratur.

I. Turbellarien.

1. **Agassiz, A.** *On the young stages of a few Annelids. Annals of the Lyceum of Natural history of New-York. Vol. III. 1867.*
2. **Chun, C.** *Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Würmern und Cölenteraten. Biolog. Centralblatt. II. Bd. 1882—83.*
3. **Goette, A.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882 und 1884.*
4. **Goette, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der marinen Dendrocölen. Zoolog. Anzeiger 5. Bd. 1882.*
5. **Graff, L. von.** *Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida. Leipzig. 1882.*
6. **Hallez, P.** *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'institut zool. de Lille. Fasc. II. 1879.*
7. **Hallez, P.** *Embryogénie des dendrocœles d'eau douce. Paris 1887.*
8. **Jijima, J.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasserdendrocölen (Tricladen). Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 40. Bd. 1884.*
9. **Kowalevsky, A.** *Ueber Coeloplana Metschnikowii. Zool. Anzeiger 1880.*
10. **Korotneff, A.** *Ctenoplana Kowalevskii. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 43. Bd. 1886.*
11. **Keferstein, W.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abhandl. der Kgl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen. 14. Bd. 1868.*
12. **Lang, A.** *Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. 3. Bd. 1882.*
13. **Lang, A.** *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. XI. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
14. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien. Notizen der neurussischen Gesellsch. der Naturforscher. 5. Bd. 1877.*
15. **Metschnikoff, E.** *Die Embryologie von Planaria polychroa. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 38. Bd. 1883.*
16. **Metschnikoff, E.** *Vergleichend embryologische Studien. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 42. Bd. 1885.*
17. **Müller, Joh.** *Ueber eine eigenthümliche Wurmlarve aus der Classe der Turbellarien und aus der Familie der Planarien. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1850.*
18. **Müller, Joh.** *Ueber verschiedene Formen von Seethieren. Ebenda. 1854.*
19. **Salensky, W.** *Die Entwicklung von Enterostomum. Protokolle der Naturforsch. Freunde zu Kasan. 1872—73.*
20. **Selenka, E.** *Zoologische Studien. II. Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig. 1881.*

II. Trematoden.

1. **Biehringer, J.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. 7. Bd. 1885.*
2. **Heckert, G.** *Leucochloridium paradoxum, Monographische Darstellung der Entwicklungs und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Bibliotheca zoologica. Heft 4. 1889.*
3. **Leuckart, R.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Archiv für Naturgesch. 48. Bd. 1882.*
4. **Leuckart, R.** *Zoolog. Anzeiger 1882 und Zoolog. Wandtafeln, Tafel 33 mit Text.*

5. **Leuckart, R.** *Die Parasiten des Menschen. 2. Auflage.*
6. **Linstow, O. v.** *Helminthologische Studien. Archiv f. Naturgeschichte. 48. Bd. 1882.*
7. **Lorenz, L.** *Ueber die Organisation der Gattung Axine und Microcotyle. Arb. des Zool. Inst. Univ. Wien. 1. Bd. 1878.*
8. **Schauinsland, H.** *Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschrift. 16. Bd. 1883.*
9. **Schwarze, W.** *Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
10. **Siebold, Th. v.** *Helminthologische Beiträge. Arch. f. Naturgesch. 1. Bd. 1835.*
11. **Thomas, A. P.** *The life history of the liver-fluke. (Distomum hepaticum.) Quarterly Journal of microscopical science. Vol. 23. 1883.*
12. **Villot, M. A.** *Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins. Annales des sciences nat. VI e série. Zool. T. 8.*
13. **Wagener, R. G.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857.*
14. **Wagener, R. G.** *Helminthologische Bemerkungen. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 1858.*
15. **Wagener, R. G.** *Ueber Gyrodactylus elegans. v. Nordm. Archiv für Anat. u. Phys. 1860.*
16. **Zeller, E.** *Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrinum. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 22. Bd. 1872.*
17. **Zeller, E.** *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Polystomeen. Ebenda. 27. Bd. 1876.*
18. **Zeller, E.** *Untersuchungen über die Entwicklung des Diplozoon paradoxum. Ebenda. 22. Bd. 1872.*
19. **Zeller, E.** *Ueber Leucochloridium paradoxum und die weitere Entwicklung seiner Distomeenbrut. Ebenda. 24. Bd. 1874.*
20. **Ziegler, E.** *Bucephalus u. Gasterostomum. Ebenda. 39. Bd. 1883.*

III. Cestoden.

1. **Beneden, E. van.** *Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. d. Biologie. T. 2. 1881.*
2. **Beneden, P. van.** *Les vers Cestoides considérés sous le rapport physiologique etc. Bull. de l'Academie des Sc. Bruxelles. T. XVII. 1850.*
3. **Claus, C.** *Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. Wiener klinische Wochenschrift. 1889. Nr. 36 und 37.*
4. **Grobben, C.** *Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden. Arb. aus dem Wiener zool. Institut. T. IV. 1882.*
5. **Gruber, A.** *Ein neuer Cestodenwirth. Zool. Anzeiger. 1. Bd. 1879.*
6. **Leuckart, R.** *Die Blasenwürmer und ihre Entwicklung. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Cysticercusleber. Giessen. 1856.*
7. **Leuckart, R.** *Archigetes Sieboldi, eine geschlechtsreife Cestodenamme. Mit Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Bandwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*
8. **Leuckart, R.** *Die Parasiten des Menschen. II. Auflage. 1879—1886.*
9. **Moniez, R.** *Mémoires sur les Cestodes. Ière partie. Travaux de l'institut zoologique de Lille etc. T. III. 1881.*
10. **Moniez, R.** *Essai monographique sur les Cysticerques. Ebenda. 1880.*
11. **Salensky, W.** *Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina foliacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*
12. **Schauinsland, H.** *Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jenaische Zeitschr. 19. Bd. 1886.*
13. **Schmidt, F.** *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46. Bd. 1888.*
14. **Wagener, G.** *Die Entwicklung der Cestoden, nach eigenen Untersuchungen. Breslau. 1854.*
15. **Wagener, G.** *Enthelminthica Nr. V. Ueber Amphilina foliacea mihi, etc. Archiv f. Naturgeschichte. 24. Jahrg. 1858.*

V. Capitel.

ORTHONECTIDEN UND DICYEMIDEN.

Die Dicyemiden wurden schon 1839 durch KROHN, die Orthonectiden in den 60er Jahren durch KEFERSTEIN und MAC INTOSH entdeckt. Mehrmals waren sie dann Gegenstand der Untersuchung (v. KÖLLIKER, G. WAGENER), doch wurde Eingehenderes über ihren Bau und ihre Entwicklung erst in neuerer Zeit bekannt. Für die letztere Abtheilung dieser höchst einfach gebauten, parasitisch lebenden Wesen ist diess hauptsächlich den Bemühungen von A. GIARD, METSCHNIKOFF und JULIN zu danken, während die Dicyemiden zumal von E. VAN BENEDEN und WHITMAN eingehend untersucht wurden.

I. Orthonectiden.

Systematik: Es sind nur 2 Arten bekannt:

1) Rhopalura Giardii Metschn. (Rh. ophiocomae Giard, Intoshia gigas Giard) aus Amphiura squamata.
2) Rhopalura Intoshii Metschn (wahrscheinlich synonym mit Intoshia Linei und Leptoplanae Giard) aus Nemertes lacteus.

Die in Turbellarien, Nemertinen und Ophiuren parasitisch lebenden Orthonectiden zeigen einen auffallenden Geschlechtsdimorphismus. Männchen und Weibchen sind sowohl an Gestalt wie an Grösse verschieden (Fig. 97 *A* u. *B*). Die Organisation ist eine sehr einfache. Die Weibchen setzen sich einzig aus einer peripheren Zellschicht und einer centralen Zellenmasse zusammen (Fig. 96 *A*). An der Oberfläche sind sie mit Wimperhaaren bedeckt. Ihre Gestalt ist spindelförmig. Doch unterscheidet man zwei Formen, solche, deren Körper drehrund ist (formes cylindriques von JULIN) und andere mit abgeplattetem Körper (formes aplaties). Beide Formen lassen eine Art von Segmentirung äusserlich am Körper erkennen. Aus dem Körper der Ophiure (Amphiura squamata), in der sie lebten, scheinen sie auszuwandern, um einen neuen Wirth aufzusuchen. In der Leibeshöhle desselben, wieder einer Amphiura, setzt sich ihr Lebenslauf in verschiedener Weise fort. Die abgeplatteten Weibchen sollen nach JULIN in eine Anzahl von Theilstücken zerfallen, deren jedes aus mehreren centralen und peripheren

Zellen zusammengesetzt ist. Diese bewimperten Sprösslinge wachsen zu den „Plasmodienschläuchen" Metschnikoff's (No. 6) aus. Diess sind schlauchförmige Gebilde, welche aus einer granulierten Masse bestehen und in grösserer Anzahl innerhalb der Leibeshöhle von Amphiura und Nemertes liegen. In ihnen enthaltene centrale Zellen sind als Eier aufzufassen und liefern (wohl infolge einer Art von parthenogenetischer Fortpflanzung) die beiderlei Formen der Weibchen. — Die cylindrischen Weibchen stossen in dem neuen Wirth ihre centralen Zellen d. h. die Eier aus, und diese entwickeln sich zu Individuen, welche von den geschilderten Weibchen in ihrer Gestaltung ziemlich abweichen. Es sind die Männchen der Rhopalura Giardii, die nach Julin nur von den cylindrischen Weibchen hervorgebracht werden. — Während sich der Körper der Weibchen äusserlich in 9 Ringe gliedert, lässt der der Männchen nur 6 solcher Ringe erkennen (Fig. 97 *B*). Der zweite Ring ist wie bei den Weibchen wimperlos. Die 5 Zellreihen, welche ihn bilden, enthalten eigenthümliche stark lichtbrechende Körper. Im Innern des Thieres differenzirt sich ein ovales, sackförmiges Organ von körnigem Aussehen. Von ihm ziehen feine Stränge nach vorn und hinten im Körper, die als Muskelfasern gedeutet werden. Das Organ selbst entspricht dem Hoden; es erweist sich angefüllt mit Spermatozoen. Letztere zeigen das typische Aussehen geschwänzter Samenfäden (Metschnikoff).

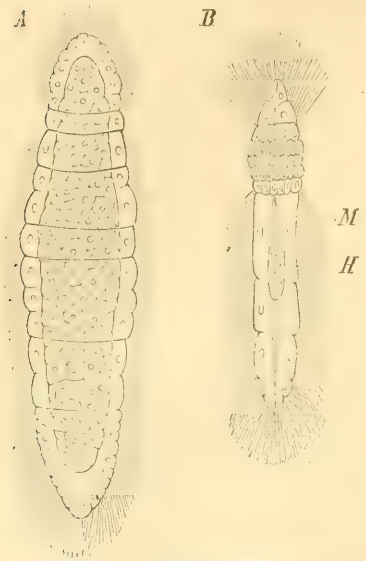


Fig. 97. *A* Cylindrisches Weibchen, *B* Männchen von Rhopalura Giardii (nach Julin).
H Hoden, *M* Muskelfasern.

In welcher Weise die Befruchtung stattfindet, wurde bisher nicht beobachtet. Julin sah, dass sich die oberflächlichen Zellen der Männchen loslösten und dadurch die Spermatozoen frei wurden. Da sich Männchen und Weibchen frei im Wasser herumtummeln, so ist es möglich, dass die Samenfäden in's Innere der Weibchen eindringen, um hier die Eier zu befruchten. Die weiblichen Eier entwickeln sich im Innern des „Plasmodiumschlauchs", die männlichen frei in der Leibeshöhle der Amphiura. In Bezug auf die Embryonalentwicklung gehen die Angaben der Autoren weit auseinander.

Entwicklung der Männchen. Nach Julin entsteht als Ergebniss der inäqualen Furchung eine epibolische Gastrula (vgl. die Fig. 98 *A* u. *B*), deren inneres Blatt anfangs nur durch eine grössere Zelle dargestellt wird. Von dieser trennen sich später nach oben und unten Zellen ab (Fig. 98 *C*). Während die grosse centrale Zelle, indem sie sich später vielfach theilt, zur Anlage des Hodens wird (Fig. 98 *D* u. *E*) entstehen aus den früher von ihr abgelösten Zellen, welche ihr anfangs kalottenförmig aufsitzen, die Muskelfasern. Indem die characteristische Theilung der Körperoberfläche in Ringe eintritt, der zweite Ring die Wimperung verliert und in ihm die stark lichtbrechenden Körper entstehen, nimmt die Larve den Typus des fertigen Thieres an.

Nach Metschnikoff findet eine Epibolie nicht statt, sondern es entsteht ein solider Haufen ziemlich gleich grosser Zellen, aus denen sich später die äussere Schicht und die Genitalanlage differenziren. Dagegen beschrieb auch Giard in seiner ersten Mittheilung die Bildung einer epibolischen Gastrula.

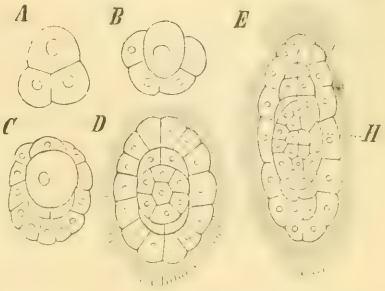


Fig. 98. *A—E* Entwicklungsstadien des Männchens von Rhopalura Giardii (nach Julin). *H* Hoden.

Entwicklung der Weibchen. Die ersten Furchungsstadien sind nicht bekannt. Nach Julin erfolgt auch hier die Bildung einer epibolischen Gastrula, deren Entoderm aber schon früh aus einer grösseren Anzahl von Zellen besteht. Von diesen soll sich eine periphere Schicht zu einer Lage cylindrischer Zellen differenziren, welche, unter dem Ectoderm gelegen, die centrale Masse polyedrischer Zellen umgiebt. Wenn sich der Embryo in die Länge gestreckt und die Bewimperung erhalten hat, zeigt er eine grosse Aehnlichkeit mit den Embryonen der Distomeen und Bothriocephalen. Die äusserste seiner drei Zellenschichten würde dann der Hüllmembran entsprechen. Aus der zweiten Zelllage, die sich später abplattet, soll nach Julin ein System äusserst zarter Muskelfäden hervorgehen, welches sich beim ausgebildeten Weibchen unter dem Ectoderm findet.

Nach Giard und Metschnikoff soll in der Entwicklung der Weibchen eine reguläre Blastula auftreten, aus der sich die beiden Keimblätter möglicherweise in Folge einer Delamination bilden.

Die obige Darstellung des Lebens- und Entwicklungsgangs der Orthonectiden beruht nicht durchaus auf sicheren Beobachtungen, sondern es wurden vielfache Lücken in diesen durch Wahrscheinlichkeitsschlüsse der Autoren ergänzt. Wir hielten uns hier hauptsächlich an die Darstellung von Julin, weil seine Arbeit die vollständigste ist und auf denen von Giard u. Metschnikoff basirt.

II. Dicyemiden.

Systematik: van Beneden unterscheidet 4 Genera: Dicyema, Dicyemella, Dicyemina und Dicyemopsis, welche auf vier Cephalopodengenera: Octopus, Eledone, Sepia und Sepiola vertheilt sind. Sie finden sich in den Anhängen der Kiemenvenen. Whitman nimmt nur 2 Genera: Dicyema (mit 8 Zellen im Kopfabschnitt) und Dicyemennea (mit 9 Zellen im Kopfabschnitt) an.

Der Körper der Dicyemiden ist langgestreckt. Er besteht aus einer äusseren flimmernden Zellenlage und einer einzigen grossen axialen Zelle, welche von jener umgeben wird (Fig. 99 *D*). Am Vorderende hat

sich die äussere Zellenlage insofern etwas differenzirt, als sie hier eine Art von Kappe bildet. Im Uebrigen sind die Zellen ziemlich gleichartig.

Ein gewisser Unterschied der Individuen macht sich in der Art und Weise ihrer Fortpflanzung geltend. Die letztere besteht darin, dass in der axialen Zelle Embryonen gebildet werden. Diese sind aber an Gestalt verschieden, und zwar unterscheidet man wurmförmige und infusorienförmige (rhomboide) Embryonen (Fig. 99 u. 100). Beide entstehen in verschiedenen Individuen, die nach VAN BENEDEN schon durch ihre äussere Form kenntlich sind. Die nematogenen Individuen sind länger und schlanker, die rhombogenen kürzer und gedrungener.

Nach WHITMAN sollen ausser den Formen, welche nur wurmförmige Embryonen hervorbringen und welche er als primäre Nematogene bezeichnet, auch solche vorkommen, in denen anfangs infusorienförmige und später noch wurmförmige Embryonen erzeugt werden (secundäre Nematogene).

Entwicklung der wurmförmigen Embryonen. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass die Zellen, welche die erste Anlage der Fortpflanzungsproducte darstellen und welche den Genitalzellen anderer Metazoen entsprechen, durch Theilung der axialen Zelle des Mutterthiers ihren Ursprung nehmen. Nur sind die Producte dieses Theilungsvorgangs nicht gleichwerthig, auch bleiben die neugebildeten Zellen in der Axenzelle liegen (Fig. 99), wodurch der Eindruck einer endogenen Zellvermehrung hervorgebracht wird. Die Production der Keimzellen beginnt sehr früh, denn schon bei Embryonen sieht man hinter dem Kern der axialen Zelle innerhalb der letzteren eine neue Zelle, die erste Keimzelle, sich differenziren (Fig. 99 *A*), und bald entsteht im vorderen Abschnitt eine zweite (Fig. 99 *B* u. *C*). Ihre Kerne sind sehr wahrscheinlicher Weise durch Theilung aus dem Kern der Axenzelle hervorgegangen. Weiterhin bleibt der letztere an der Bildung neuer Kerne völlig unbetheiligt. Er scheint nur noch den sonstigen Functionen der Zelle vorzustehen. Die beiden Keimzellen hingegen beginnen sich durch Theilung zu vermehren und liefern bald eine grössere Anzahl von Genitalzellen, aus denen später die Embryonen hervorgehen.

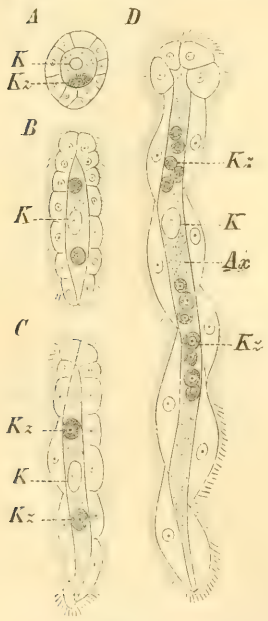


Fig. 99. *A—D* Entwicklungsstadien des wurmförmigen Embryos von Dicyema.

A Von Dicyemennea eledones (nach WHITMAN), *B—D* von Dicyema typus (nach E. VAN BENEDEN).

Ax Axiale Zelle, *K* Kern der axialen Zelle, *Kz* Keimzellen.

Die Entwicklung der Keimzellen, die schliesslich in grosser Menge innerhalb der Axialzelle des Mutterthiers vorhanden sind, verläuft an Ort und Stelle nach Art der Eifurchung. Wie bei den Orthonectiden wird auch hier eine epibolische Gastrula gebildet, nur dass deren innere grosse Zelle ungetheilt bleibt. Sie wird zur Axenzelle. Indem sie sich in die Länge streckt, nimmt der Embryo die wurmförmige Gestalt an, welche ihm den Namen gegeben hat (Fig. 99 *B* u. *C*). Diese Embryonen sind nicht wesentlich verschieden von dem ausgebildeten Thier, und dessen Gestaltung wird bald angenommen, indem die geringen Differenzirungen

an der äusseren Körperschicht, sowie am Kopftheil erfolgen und die Längsstreckung eine stärkere wird (Fig. 99 *C* u. *D*). Schon sehr früh beginnt dann die Bildung neuer Keime in der Axenzelle und zwar bereits dann, wenn der Embryo noch innerhalb des Mutterthiers verweilt. Die geschilderten Vorgänge gelten demnach für solche, im Innern des Mutterthiers befindliche Embryonen (Fig. 99 *A—D*). Wenn dieselben ihre Reife erlangt haben, durchbrechen sie die Aussenschicht des Mutterthiers, verbleiben aber in den Venenanhängen des Cephalopoden, wo sie noch bedeutend wachsen und weitere Embryonen erzeugen.

Bau und Entwicklung der infusorienförmigen Embryonen. Die infusorienförmigen weichen von den wurmförmigen Embryonen in der Gestaltung sehr stark ab. Von kurzer, gedrungener Gestalt weisen sie dazu im Innern noch mannigfache Differenzirungen auf (Fig. 100 *D—F*). Beim Schwimmen ist das breitere Ende des

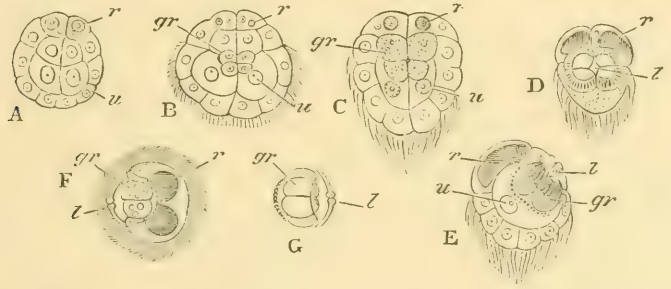


Fig. 100. *A—G* Infusorienförmige Embryonen und ihre Entwicklung. *A—D* Von Dicyema typus, *E—G* von Dicyemella Wageneri (nach van Beneden aus Balfour's Handbuch). *A—C* Entwicklungsstadien. *D* Embryo von der Ventralseite, *E* von der Seite, *F* von vorn gesehen; *G* die „Urne" isolirt. *gr* Granulirte Inhaltszellen der Urne, *l* deren Deckel, *u* die Schale, welche den Boden der Urne bildet; *r* stark lichtbrechende Körper am Vorderende des Embryos.

Embryos nach vorn gerichtet. Während das Vorderende nackt ist, erscheint der übrige Körper bewimpert (Fig. 100 *C* u. *D*). Der ganze Embryo ist bilateral gestaltet, indem man sowohl zwei Seitentheile, wie eine Bauchseite von der Rückenseite unterscheiden kann. Vorn und mehr dorsal liegen zwei stark lichtbrechende Körper (Fig. 100 *D*, *r*), von ihnen etwas nach hinten und mehr ventral gelagert das von van Beneden als Urne bezeichnete Organ. Dieses eigenthümliche Organ, dessen Function noch nicht klar gestellt ist, setzt sich aus einer schalenförmigen Hülle, einem granulierten Inhaltskörper und einem Deckel zusammen. Die Schale ist mit ihrer Höhlung nach der Bauchseite gerichtet (Fig. 100 *F*). Sie besteht aus zwei Theilen und dadurch, dass an ihrem freien Rande kleine kommaförmige Körperchen eingelagert sind, erhält dieser ein gestreiftes Ansehen (Fig. 100 *G*). Ihren Inhalt bilden vier neben einander liegende, ungefähr gleich grosse Zellen, die körnig erscheinen. Der Deckel endlich, welcher dem ventralen Theile der Urne entspricht, besteht wiederum aus vier Zellen, die sich da, wo sie alle vier aneinander stossen, zur Bildung eines Deckelknopfes vereinigen (Fig. 100 *D—G*, *l*). Im Innern der Urne bemerkte van Beneden zuweilen eine Flimmerung, welche er den granulierten Zellen zuschrieb. —

Die Entstehung des infusorienförmigen Embryos, wiewohl auf den ersten Blick recht verschieden von derjenigen des wurmförmigen Em-

bryos, lässt sich doch vielleicht auf diese zurückführen. Sie verläuft in der Axenzelle der rhombogenen Individuen, jedoch nicht direct, sondern eingeleitet durch einen vorbereitenden Vorgang (Whitman).

Neben dem Kern der Axenzelle treten zwei neue Zellen auf, deren Kerne aller Wahrscheinlichkeit nach von dem Kern der axialen Zelle abstammen. Diese beiden Zellen vermehren sich bald, aber nicht so stark wie bei der Bildung der wurmförmigen Embryonen. Sie überschreiten nie die Zahl 8, oft sind nur wenige vorhanden. Ehe die betreffenden Zellen sich weiter entwickeln, machen sie einen Process durch, welchen Whitman mit der Bildung der Richtungskörper bei den Eiern der Metazoen vergleicht. Infolge eines Theilungsvorgangs soll aus ihnen ein beträchtlicher Theil des Kernes ausgeschieden werden, der als „Paranucleus" in der Axenzelle noch lange zu erkennen ist (Fig. 101 *B*).

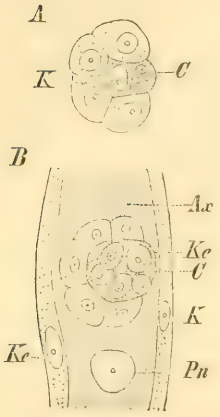


Fig. 101. *A* „Infusorigener Embryo" (nach van Beneden), *B* derselbe, in der axialen Zelle (*Ax*) des rhombogenen Individuums liegend (nach Whitman).

A Von Dicyema typus, *B* von Dicyemennea eledones.

C Die centrale Zelle des „infusorigenen Embryos", welche bereits neue Keimzellen erzeugt hat; *K* Kern der centralen Zelle, *Ke* Kerne der Aussenschicht des rhombogenen Individuums, *Pn* Paranucleus.

Auf der rechten Seite der Fig. 101, *B* sind die Bezeichnungen *K* und *Ke* verwechselt: *Ke* ist hier der Kern der centralen, *K* der Kern einer peripheren Zelle.

Darauf erfolgt eine Furchung der Zellen und als deren Resultat die Bildung von Zellenhaufen, welche ganz das Aussehen einer epibolischen Gastrula mit centraler Zelle besitzen. Solche Stadien wurden schon von van Beneden beobachtet (Fig. 101 *A*). Sie gleichen ganz denen, welche bei der Entwicklung der wurmförmigen Embryonen auftreten. Whitman vergleicht sie auch direct mit diesen und betrachtet sie als besondere Individuen, welche sehr früh in die Fortpflanzung eintreten. In ihrer centralen Zelle bilden sich nämlich sehr bald neue Zellen aus (Fig. 101 *A* u. *B*), welche später den infusorienförmigen Embryonen den Ursprung geben. Whitman bezeichnet diese Gastrulastadien deshalb als Infusorigene. Verglichen mit der nematogenen Entwicklungsreihe würden die Gastrulastadien den wurmförmigen Embryonen entsprechen, welche auch schon sehr früh, wie wir sahen, in sich die Embryonen entstehen lassen.

Aus der centralen Zelle (cellule germigène van Beneden's) der an Umfang zunehmenden Gastrulastadien gehen verschiedene Generationen von Keimzellen hervor, welche sie rosettenförmig umlagern[1]). Die grösseren dieser Zellen liefern die infusorienförmigen Embryonen. Die kleineren sollen sich später wiederholt theilen, und es sollen aus ihnen wurmförmige Embryonen hervorgehen, wenn nach der Ausbildung der infusoriformen Embryonen die rhombogenen Individuen in die zweite

[1]) Die centrale Zelle selbst ist als homolog der Axenzelle bei den wurmförmigen Embryonen zu betrachten.

Phase ihrer Entwicklung getreten sind (secundäre Nematogene nach Whitman).

Die Bildung des infusoriformen Embryos aus der Keimzelle beginnt wieder mit einem Furchungsprocess, dessen Resultat eine epibolische Gastrula ist (E. van Beneden). Doch treten hier in deren Innern bald mehrere Zellen auf, zunächst vier grosse (Fig. 100 *A*, *u*). Von ihnen werden zwei zur Schale und zwei zum Deckel der Urne, während vier kleinere Zellen, die später entstehen, die 4 granulirten Inhaltszellen der Urne liefern (Fig. 100 *B* und *C*, *gr*). Unterdessen sind auch die beiden stark lichtbrechenden Körper in der Aussenschicht des Embryos aufgetreten (Fig. 100 *A—D*, *r*), und dessen hinterer Abschnitt hat sich mit Wimpern bedeckt. Während die zur Urne werdenden Embryonalzellen anfangs nur nebeneinander gelegen sind, verändern sie später ihre Stellung so, dass die granulirten Zellen oben und unten von dem Deckel und der Schale der Urne umfasst werden.

Ueber die Bedeutung der infusorienförmigen Embryonen ist Sicheres noch nicht bekannt. Aus der Thatsache, dass man sie tagelang lebend in Seewasser halten konnte (E. van Beneden), glaubte man entnehmen zu dürfen, diese Formen seien dazu bestimmt, die Art von einem Cephalopodenindividuum auf ein anderes zu übertragen. In diesem angelangt, würden sie zu einer Form auswachsen, die ähnlich dem wurmförmigen Embryo neue Keime producirt. — Neben dieser Ansicht macht sich noch eine zweite geltend, welche den infusorienförmigen Embryo dem Männchen der Orthonectiden vergleicht. Van Beneden ist geneigt, in dem granulirten und flimmernden Inhalt der Urne das Homologon des Hodens der Orthonectidenmännchen zu sehen. Whitman beobachtete mehrmals das Eindringen infusoriformer Embryonen in nematogene Individuen, welches vielleicht auf einen Befruchtungsvorgang zurückzuführen ist.

An die Dicyemiden schliessen sich die von Van Beneden (No. 2) beobachteten Heterocyemiden (Conocyema und Microcyema) an, die ebenfalls in den Venenanhängen von Octopus und Sepia leben. Ihre Gestalt ist insofern verschieden von derjenigen der Dicyemiden, als sie bei Weitem nicht deren Länge erreichen und am Vorderende warzenförmige Gebilde vorhanden sind, die sich ausstrecken und einziehen lassen. Nematogene und rhombogene Individuen werden auch hier unterschieden. Wenn auch die wurmförmigen Embryonen etwas von denen der eigentlichen Dicyemiden abweichen, so entwickeln sie sich im Ganzen ähnlich wie jene. Die infusorienförmigen Embryonen von Conocyema gleichen denen der Dicyemiden.

Allgemeines.

In Bau und Entwicklung der Orthonectiden und Dicyemiden finden sich so viele gemeinsame Züge, dass wir nicht an der Verwandtschaft beider Gruppen zweifeln können. Schwieriger gestalten sich dagegen ihre Beziehungen zu anderen Abtheilungen des Thierreichs. Im Hinblick darauf, dass sie sich nur aus zwei Keimblättern zusammensetzen sollen, versuchte man aus ihnen eine neue Abtheilung des Thierreichs zu gründen, die der Mesozoen, welche zwischen Protozoen und Metazoen einzuschieben wäre (E. van Beneden, Julin). Da es nur parasitische Formen sind, welche wir vor uns haben, scheint uns eine solche Deutung mindestens gewagt und diejenige mehr plausibel, welche in diesen einfach gebauten Thieren durch Parasitismus rückgebildete Plattwürmer sieht (Leukart, Metschnikoff, Whitman).

Auf die Aehnlichkeit der Orthonectidenweibchen mit den Embryonen der Distomeen wurde schon oben hingewiesen. Die Annahme, dass solche Embryonen Geschlechtsreife erlangt haben, hat nichts Unwahrscheinliches an sich, da solche Fälle im Thierreich auch sonst noch bekannt sind. So ist Dinophilus offenbar als eine geschlechtsreif gewordene Annelidenlarve zu betrachten, und diese Form eignet sich auch insofern hier zur Vergleichung, als ihre Männchen ungefähr auf den Zustand der Orthonectiden und Dicyemiden herabgesunken sind (vgl. weiter unten pag. 209). Des Darms u. der übrigen höheren Organisation verlustig gegangen, weisen sie im Innern des Körpers nur noch einen geräumigen Hodensack auf, ähnlich den Männchen der Orthonectiden, die allerdings auf noch etwas tieferer Stufe stehen.

Betrachten wir die Orthonectiden und Dicyemiden als degenerirte Formen, so würden die Orthonectiden mit ihrer centralen Zellenmasse die höhere Stufe darstellen, während die Dicyemiden, bei denen nur noch eine centrale Zelle vorhanden ist, noch mehr zurückgebildet sind. Auch bei ihnen erscheint übrigens das Innere mehrzellig, sobald die Bildung der Keimzellen mit der Theilung der axialen Zelle beginnt.

Litteratur.

I. Orthonectiden.

1. **Braun, M.** *Die Orthonectiden. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. 2. Bd. 1887.*
2. **Giard, A.** *Les Orthonectida, classe nouvelle du phylum des vermes. Journ. de l'anatomie et de la physiol. norm. et path. 1879.*
3. **Mac Intosh.** *A monograph of the british annelids. Part. I. The Nemerteans. London. 1874. (Ray Society.)*
4. **Julin Ch.** *Contribution à l histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie. T. 3. 1882.*
5. **Keferstein.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abhandl. der Kgl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen. 14. Bd. 1868.*
6. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. für wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*
7. **Spengel, J. W.** *Die Orthonectiden. Biolog. Centralblatt. 1. Bd. 1881—82.*

II. Dicyemiden.

1. **Beneden, E. van.** *Recherches sur les Dicyemides survivants actuels d'un embranchement des mésozoaires. Bruxelles. 1876.*
2. **Beneden, E. van.** *Contribution à l'histoire des Dicyemides. Arch. de Biologie. T. 3. 1882.*
3. **Braun, M.** *Ueber Dicyemiden. Zusammenfassender Bericht. Centralblatt für Bakt. u. Parasitenkunde. 2. Bd. 1887.*
4. **Kölliker, A. v.** *Ueber Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden. 2. Bericht der zool. Anstalt in Würzburg. 1849.*
5. **Krohn, A.** *Ueber das Vorkommen von Entozoen in den Venenanhängen der Cephalopoden. Froriep's „Neue Notizen". 11. Bd.*
6. **Leuckart, R.** *Die Parasiten des Menschen. 2. Auflage.*
7. **Wagener, G.** *Ueber Dicyema Köllikeri. Arch. f. Anat. u. Phys. 1857.*
8. **Whitman, C. O.** *A contribution to the embryology, life-history and classification of the Dicyemids. Mittheil. der zool. Station zu Neapel. 4. Bd. 1883.*

VI. Capitel.

NEMERTINEN.

Die Nemertinen legen ihre von Gallerthüllen umgebenen Eier einzeln oder zu grösseren Laichmassen zusammengeballt ab. Die Befruchtung scheint sowohl ausserhalb wie innerhalb des weiblichen Körpers stattfinden zu können. Im letzteren Falle dringen die Spermatozoen durch die Ausführungsgänge der weiblichen Geschlechtsorgane (Eiersäckchen) in diese ein. Bei manchen Formen (Monopora vivipara) entwickeln sich die Eier hier bis zur Reife des Embryos. — Die Entwicklung findet auf directem Wege oder durch eine Metamorphose statt. Die letztere ist verschiedener Natur, je nachdem eine von der späteren Gestaltung des Thieres ganz abweichende, frei schwärmende Larve oder nur eine Larvenform gebildet wird, welche sich nicht wesentlich von dem jungen Thier unterscheidet, dieses aber doch erst in sich entstehen lässt. Im ersteren Falle spricht man im Hinblick auf die Form der Larve von einer Pilidiumlarve, im letzteren Fall von einer Entwicklung nach dem Desor'schen Typus, so bezeichnet nach seinem Entdecker.

1. Entwicklung durch die Pilidiumlarve.

Infolge der äqualen Furchung geht aus dem Ei von Lineus lacteus eine reguläre Blastula hervor. Dieselbe verliert ihre regelmässige Gestaltung, indem die Zellen der unteren Hälfte an Umfang bedeutend zunehmen und zugleich auch eine Abplattung an der unteren Seite der Blastula erfolgt. (Fig. 102 *A*.) Aeusseres und inneres Keim-

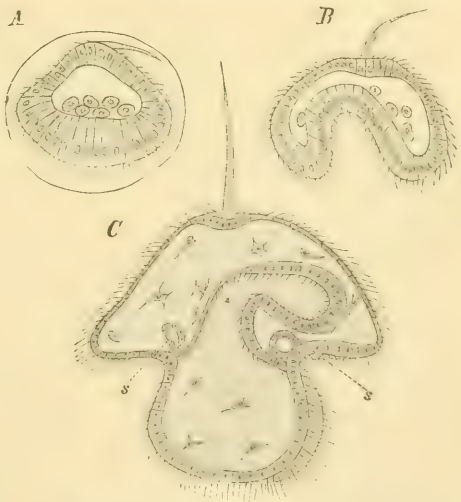


Fig. 102. *A—C* Blastula, Gastrula und Pilidium von Lineus lacteus (nach Metschnikoff).

C Nach zwei Figuren Metschnikoff's combinirt. *s* Ectodermeinstülpungen, die später als Kopf- und Rumpfscheiben den Darm umwachsen.

blatt lassen sich schon jetzt an der Blastula unterscheiden, indem die Zellen des Ectoderms kleiner, diejenigen des Entoderms grösser sind. Und auch das mittlere Keimblatt ist bereits in seiner Anlage vorhanden: In der Furchungshöhle, dem Entoderm angelagert, findet sich eine Anzahl von Zellen (Fig. 102 *A*), die allem Anschein nach vom Entoderm aus ihren Ursprung nehmen (Metschnikoff No. 21) und sich später als mesenchymatische Wanderzellen erweisen (Fig. 102 *B* u. *C*), wie sie in entsprechender Weise auch bei der Entwicklung nach dem Desor'schen Typus entstehen.

Nachdem sich die Blastula an ihrer Oberfläche mit Wimpern bedeckt, ihre characteristische Gestaltung angenommen und eine starke Geissel an ihrem Scheitel erhalten hat (Fig. 102), kann sie die Eihülle durchbrechen, um frei umherzuschwärmen. Häufiger aber gelangt die Larve erst nach erfolgter Invagination als Gastrula nach aussen. Letztere vollzieht sich, indem sich das schon vorgebildete Entoderm gleichmässig nach innen einstülpt (Fig. 102 *B*). Der Blastoporus ist kreisförmig, die ganze Larve zeigt eine radiäre Gestaltung. Das ändert sich aber bald, indem sich der Blastoporus etwas in die Länge zieht, oval wird, während der Urdarm sich zur Seite neigt und mit seinem blinden Ende allmählich immer mehr gegen die eine Wand vorwächst (Fig. 102 *B*). Damit ist die Gestaltung der Larve zu einer bilateral symmetrischen geworden. Ihre definitive Form, d. h. diejenige, welche ihr Entdecker, Joh. Müller, als Pilidium bezeichnete, nimmt die Larve an, indem jederseits vom Blastoporus ein Lappen nach unten vorwächst (Fig. 102 *C* u. 103). Sie besteht also jetzt aus einem oberen glockenförmigen Theil, den wir als Schirm ansprechen, und den beiden nach unten herabhängenden Seitenlappen. Zwischen den beiden letzteren, an der Unterseite des Schirmes, liegt die weite Mundöffnung (Fig. 102 *C* und 103). Sie führt in den Oesophagus, welcher einer Ectodermeinstülpung entspricht, während das eigentliche Entoderm durch den hinteren Darmsack repräsentirt ist (Fig. 102 *C*). Der Larvendarm, dessen Zellen mit Wimpern versehen sind, bleibt blind geschlossen.

In ähnlicher Weise wie die Turbellarienlarven ist das Pilidium von einer in sich zurücklaufenden Wimperschnur umzogen, welche die Peripherie des Schirmes und den Rand der Seitenlappen umsäumt. Sie zeichnet sich durch längere Cilien vor der übrigen Bewimperung des Körpers aus (Fig. 102 *C* u. 103). Die schon oben erwähnte, besonders starke Geissel entspringt in einer Einsenkung am Scheitel, welcher eine Verdickung des Ectoderms entspricht. Diese letztere hat man mit der Scheitelplatte der Trochophoralarven der Anneliden verglichen (vgl. unten pag. 175).

Aehnlich wie bei der Anneliden-Trochophora gehen von der Scheitelplatte zwei Muskelstränge aus, die auch Nervenfasern zu enthalten scheinen (Salensky, 25). In dem Vorhandensein dieser Stränge läge aber nicht die einzige Uebereinstimmung mit den Annelidenlarven, sondern nach Salensky wird die Wimperschnur auch von einem Nervenstrang begleitet, welcher dem Ringnerven im Wimperkranz der Trochophora entsprechen würde. Dieser Nervenstrang, welcher sich aus Nervenfasern und Ganglienzellen zusammensetzt, soll sogar eine reichere histologische Differenzirung aufweisen als der Ringnerv der Annelidenlarven. Wo der Nervenstrang aus den Seitenlappen in den Schirm übergeht, bildet er gangliöse Anschwellungen, welche Salensky als Centralorgane des Nervensystems deutet.

Das Innere der Larve, zwischen Ectoderm und Entoderm, ist von einer gelatinösen Masse erfüllt, in welcher sich die mannigfach gestal-

teten Mesenchymzellen eingelagert finden. (Fig. 102.) Dieselben liefern zunächst die Muskelstränge, welche die Larve in regelmässiger Vertheilung durchziehen und gehen später zum Theil in die mesodermatischen Elemente (Bindegewebe, Muskulatur etc.) des ausgebildeten Thieres über (Bütschli, No. 2).

Die Pilidien verschiedener Nemertinen weichen in der Gestalt von einander ab, indem die oben geschilderte typische Form mehr oder weniger deutlich zur Ausbildung gelangt. Anstatt der Geissel

Fig. 103. Pilidium gyrans mit entwickeltem Wurm im Innern (combinirt nach zwei Figuren Bütschli's).

Am Amnion, *D* Darm des Pilidium, bereits umwachsen vom Wurm, *Ec* Ectoderm des Wurms, *M* Mund des Pilidiums, *N* Nervensystem-Anlage, *R* Rüssel, *So* Seitenorgan.

trägt Pilidium gyrans einen Wimperschopf am Scheitel (Fig. 103). Bei dem Pilidium auriculatum (Leuckart und Pagenstecher) sind die beiden Seitenlappen nur sehr wenig ausgebildet, und das von Wilson beschriebene Pilidium brachiatum, welches dem P. auriculatum ähnelt, besitzt ausser den beiden, ebenfalls wenig ausgebildeten Seitenlappen, noch drei Paar anderer Lappen, die durch Einbuchtungen des Schirmrandes zu Stande gekommen sind.

Eine ganz abweichende Gestaltung zeigt das durch Fewkes (No. 5) bei Newport aufgefundene Pilidium recurvatum, welche durch das Fehlen der Seitenlappen, die seitliche Umkrümmung des oberen Theiles und das Vorhandensein eines Wimperreifens am Hinterende eine auffallende Aehnlichkeit mit der Tornarialarve des Balanoglossus erhält. Uebrigens soll sich nach Fewkes auch die Metamorphose dieser Larve in anderer Weise als sonst bei den Pilidien vollziehen. Während diese noch nach der Reife

des Wurms in ihrer Totalität erhalten bleiben und vom Wurm in diesem Zustande verlassen werden, soll hier das zusammengesunkene Pilidium nach dem Austritt der Nemertine deren hinterem Körpertheil anhängen, um hier allmählich resorbirt zu werden, in ähnlicher Weise wie die Pluteuslarve in den Körper des jungen Seeigels einbezogen wird.

Nachdem Gegenbaur die Ansicht ausgesprochen hatte, dass sich im Innern des Pilidiums ein neues Thier entwickeln möge, wurde diese Vermuthung durch Krohn dahin präcisirt, dass aus dem Pilidium regelmässig eine junge Nemertine hervorgehe. Leuckart und Pagenstecher konnten diese Auffassung zur Gewissheit erheben, indem sie die Entwicklung der Nemertine im Innern des Pilidiums verfolgten (No. 18). Die sich hierbei abspielenden Vorgänge wurden dann von Metschnikoff (No. 19) und Bütschli (No. 2) in's Klare gestellt.

Die Bildung der Nemertine im Pilidium wird dadurch eingeleitet, dass in der Umgebung des Mundes vier grubenförmige Einsenkungen des Ectoderms auftreten. Von aussen bieten dieselben das Ansehen kreisrunder Saugnäpfe, als welche sie auch seinerzeit von Joh. Müller gedeutet wurden. Wenn die Einsenkungen tiefer werden, gestalten sie sich sackförmig (Fig. 102 *C*), und ihre gegen den Larvendarm hin gerichtete Wand ist weit dicker, als die nach aussen zu gelegene. Die weiteren Veränderungen der Einstülpungen bestehen darin, dass sie sich vom Ectoderm abschnüren, sich bedeutend ausdehnen und den Larvendarm umwachsen (Fig. 104 *A* u. *B*). Sie haben jetzt mehr Scheibenform angenommen. Da wo sie aufeinander treffen, verschmelzen die einzelnen Scheiben, und ihr dickeres, nach innen gerichtetes Blatt liefert die oberflächliche Schicht des Nemertinenkörpers, während das dünne Aussenblatt eine Hülle um denselben bildet, welche man als Amnion bezeichnet (Fig. 103 *Am*). Dasselbe löst sich aus seiner Verbindung mit dem Wurmkörper und umgiebt ihn als zarte Membran. Das vordere

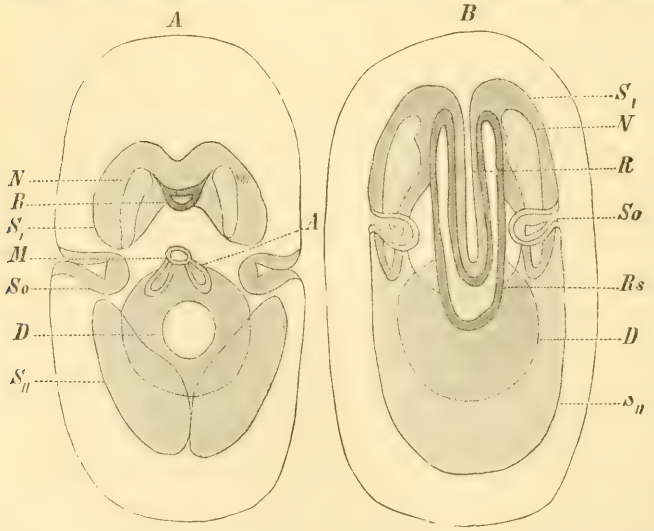


Fig. 104. Schemata, um die Bildung der Nemertine zu zeigen (nach Salensky).

A Ausstülpungen des Oesophagus, (von Hubrecht als Anlage von Nephridien gedeutet), *D* Darm, *M* Mund, *N* Anlage des Nervensystems, *R* Rüssel, *Rs* Rüsselscheide, *S,* Kopfscheiben, *S,,* Rumpfscheiben, *So* Seitenorgane.

Scheibenpaar liefert den Kopf der Nemertine (bis zu den Seitenspalten), während das hintere das Ectoderm des übrigen Körpers aus sich hervorgehen lässt. (Fig. 104 *A* u. *B*.) Dementsprechend bezeichnet man auch die vorderen Scheiben, welche übrigens zuerst verschmelzen, als

Kopf-, die hinteren als Rumpfscheiben. Die Vereinigung der vorderen mit den hinteren Scheiben erfolgt erst dann, wenn sie unter sich völlig verwachsen sind. An der Stelle, wo die beiden Kopfscheiben zuerst zusammenstossen, bildet sich eine Einstülpung, die Anlage des Rüssels, welche bald weit nach hinten vorwächst (Fig. 104 *A* u. *B*, *R*).

Ueber die Lage des jungen Wurms im Pilidium giebt die Fig. 103 Aufschluss. Der Larvendarm wird ganz ins Innere des Wurms aufgenommen. Einstweilen durchbricht der Oesophagus noch mit breiter Mündung den Wurmkörper, bis er später mit dem Ectoderm des Wurmes verschmilzt und im Verhältniss weiter nach vorn verlagert wird.

In ähnlicher Weise wie die Körperscheiben sollen nach Hubrecht und Salensky die Seitenorgene ihren Ursprung nehmen. Sie entstehen als zwei Einstülpungen der Pilidiumwand, seitlich vom Oesophagus, wachsen gegen die Körperscheiben vor (Fig. 104 *A*, *So*) und lösen sich schliesslich aus ihrem Zusammenhange mit dem primären Ectoderm des Pilidiums, um dafür mit demjenigen der Körperscheiben zu verschmelzen (Fig. 104 *B*). Sie sollen also direct als Theile des Pilidiums angelegt werden.

Das Nervensystem des jungen Wurms erscheint in Form zweier Ectodermverdickungen, die im Bereich des vorderen Scheibenpaares zu beiden Seiten der Rüsseleinstülpung entstehen (Fig. 104 *N*). An dieser Stelle differenziren sich die Ectodermzellen in mehrere Schichten, deren obere die Körperhaut und die darunter liegenden Ganglienzellen, deren untere die Punktsubstanz liefern soll. Die vorderen verdickten Theile der Anlagen entsprechen dem Gehirn, ihre Verlängerungen nach hinten den Lateralnervenstämmen (Fig. 104 *A* u. *B*). Mit der Scheitelplatte der Larve würde demnach die Anlage des centralen Nervensystems nichts zu thun haben.

Noch bevor sich die Scheiben vom Ectoderm loslösten, legten sich Mesenchymzellen an ihr inneres Blatt an, und da sich solche auch in der Umgebung des Larvendarms fanden, so wurde eine grössere Anzahl von ihnen in's Innere des Wurms eingeschlossen (Bütschli, Salensky). Entsprechend der getrennten Anlage von Kopf- und Rumpftheil, ist auch die Anlage des Mesoderms eine zweifache. Einmal bildet sich an den beiden Kopfscheiben je eine Anhäufung von Mesenchymzellen, sowie eine ebensolche an der Spitze der Rüsseleinstülpung. Von ihr war nicht zu entscheiden, ob sie von jenen herstammt. Sodann hat jede Rumpfscheibe ihre besondere Mesenchymchicht, die ebenfalls durch Zusammenhäufung von Mesenchymzellen entstanden ist. So wird also der vordere und hintere Körpertheil der Nemertine ganz getrennt angelegt. — Das Mesenchym des Rumpfes soll sich nach Salensky in zwei Blätter spalten, von denen sich das eine als splanchnisches Blatt dem Darm, das andere als somatisches Blatt der Körperwand anlegt. So käme also eine Art von Cölom zu Stande, welches freilich später wieder rückgebildet und in kleine Lückenräume zerfällt wird, indem die Zellen beider Blätter Fortsätze aussenden und sich mit einander verbinden. — Im Kopf wird der Theil des Mesoderms, welcher den Kopfscheiben anliegt, zur Muskulatur des Kopfes, während die am Rüssel gelegene Schicht sich spaltet und zwar in eine dem Rüssel anliegende Zellschicht und in eine zweite, welche die Rüsseltasche bildet. Sonach würde auch der Hohlraum der Rüsseltasche als Abschnitt eines Cöloms erscheinen. (Salensky). Rüssel- und Rüsseltasche erreichen ihre spätere bedeutende Länge, indem sie nach hinten fortwachsen (Fig. 104 *B*).

Ist die Ausbildung des Wurms so weit vorgeschritten, so durchbricht er Amnion und Pilidium und bewegt sich, wohl mit Hilfe seiner

Wimperbedeckung, frei im Wasser umher. Noch fehlt ihm auf diesem Stadium der After, der erst später entsteht. In einigen Fällen besitzt er Augenflecke, in anderen fehlen dieselben.

2. Entwicklung nach dem Desor'schen Typus.

Die genaueren Kenntnisse über den als Desor'schen Typus bezeichneten Entwicklungsmodus verdanken wir besonders J. Barrois (No. 1). In neuerer Zeit hat Hubrecht diese Untersuchungen wieder aufgenommen. (No. 9—11.)

Wie bei der Pilidiumentwicklung entsteht auch hier eine anfangs radiäre, später bilateral symmetrische Invaginationsgastrula. In ihr sollen nach Hubrecht sowohl vom Ectoderm, wie vom Entoderm aus Zellen in das Blastocöl einwandern, die Mesenchymzellen. (Fig. 106.) An der

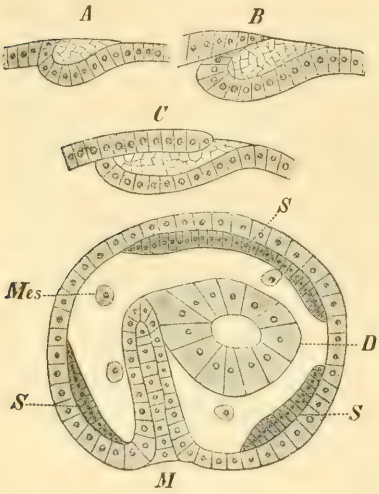


Fig. 105. *A—C* Bildung der Körperplatten durch Einstülpung bei Lineus obscurus (nach J. Barrois).

Fig. 106. Schnitt eines Embryos von Lineus obscurus (nach Hubrecht).

D Darm, *M* Mund, der aber wie der Oesophagus durch Zellen verschlossen ist, *Mes* Mesenchymzellen, *S* Scheiben, die später das Ectoderm des Wurms bilden.

ventralen Fläche des Ectoderms fand Barrois vor und hinter dem Munde je ein Paar von Einstülpungen. Er sah, wie diese Einstülpungen durch das darüber hinweg wuchernde Ectoderm geschlossen und ihr Boden schliesslich aus dem Zusammenhange mit dem übrigen Ectoderm gelöst wurde. (Fig. 105 *A—C.*) Dadurch entstanden unter dem letzteren vier Zellenplatten, welche den Kopf- und Rumpfscheiben im Pilidium entsprechen, von ihnen aber dadurch sich unterscheiden, dass sie nicht zweischichtig sind, sondern nur aus einer Zellenlage bestehen. (Fig. 106.) Wenn sie späterhin den Embryonaldarm umwachsen und mit einander verschmelzen, so kommt also nur eine Zellschicht zu Stande, die Körperwand. Das Amnion fehlt. (Fig. 107 *B.*) Natürlich ist der Körper dann noch von der Larvenhaut, dem ursprünglichen Ectoderm umgeben. Da, wo die Kopfscheiben zusammenstossen, entsteht der Rüssel als eine solide, sich erst später aushöhlende Vorwucherung des Ectoderms nach innen. (Fig. 107 *C.*)

Hubrecht beschreibt ausser den vier von Barrois gefundenen noch eine fünfte Platte secundären Ectoderms. (Fig 106 *S.*) Sie soll sich am Rücken des Embryos, aber auf andere Weise als die vier mehr ventral gelegenen Platten, nämlich durch Delamination bilden. Hubrecht leitet die Oberhaut des jungen Nemertinen aus der Verschmelzung dieser fünf Platten her.

In seiner Schilderung von der Entstehungsweise des Rüssels weicht Hubrecht ebenfalls von Barrois u. Salensky ab. Diese leiten ihn vom secundären Ectoderm her, nach Hubrecht soll er aber vom primären Ectoderm aus entstehen und sich erst später von diesem loslösen, um mit dem

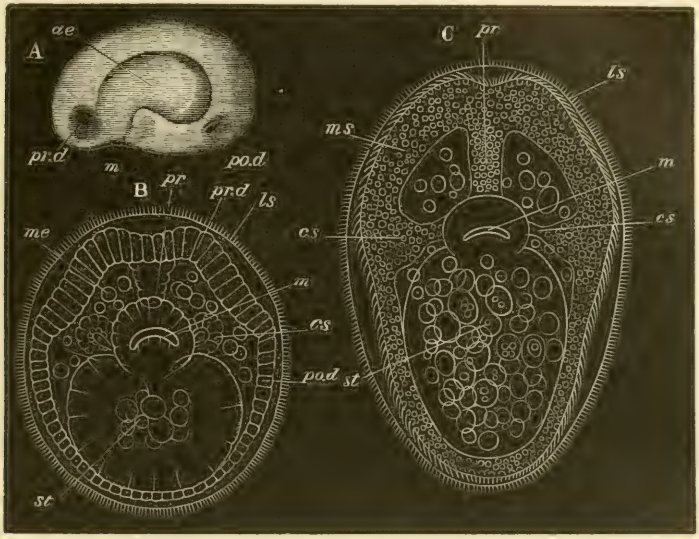


Fig. 107. *A—C.* *A* Gastrulastadium von Lineus obscurus, von der Seite gesehen. *B* u. *C* ältere Lineus-Embryonen, von der Bauchfläche gesehen (nach Barrois aus Balfour's Handbuch).

ae Archenteron, *cs* Seitenorgan, *ls* Larvenhaut, *m* Mund, *me* u. *ms* Mesenchym, *prd* Kopf-, *pod* Rumpfscheiben, *pr* Rüssel, *st* Magen.

secundären Ectoderm zu verschmelzen. Wenn man bedenkt, dass die Seitenorgane nach den übereinstimmenden Angaben von Hubrecht u. Salensky aus dem primären Ectoderm ihren Ursprung nehmen, so liesse sich eine solche Entstehungsweise des Rüssels vielleicht erklärlich finden. Freilich stimmt dazu wenig, dass beim Pilidium der Rüssel aus dem secundären Ectoderm hervorgeht. Pilidium repräsentirt offenbar den ursprünglicheren Zustand, und desshalb muss man auch bei ihm in Bezug auf die Bildungsweise der Organe das primitivere Verhalten erwarten. Für die als Sinnesorgane aufzufassenden Seitenspalten lässt sich leichter annehmen, dass sie schon der Larve zukamen, während diess für den Rüssel wenig wahrscheinlich ist.

Die Angabe von Barrois, dass die Mesenchymzellen sich von den Körperscheiben loslösen, scheint einer neuen Präcisirung bedürftig. Die Entstehung dieser Zellen beim Pilidium lernten wir oben kennen. Im Kopftheil des Embryos legen sie sich dem Rüssel (als dessen Muskulatur) an und ordnen sich in seiner Umgebung zu der Rüsselscheide. Auch hierin weicht Hubrecht von Salensky ab, indem er die Rüsseltasche als Ueberrest des Blastocöls betrachtet, während Salensky sie durch Spaltung einer Mesenchymlage (als eine Art von Cölom) entstehen lässt. Als Reste des Blastocöls sieht Hubrecht auch die Blutlacunen und Hohlräume der Gefässe an, deren Wandungen wie auch die Körpermuskulatur mesenchymatischer Natur sind. Desgleichen leitet er vom Mesenchym die Anlage des Nervensystems her, eine Angabe, welche von Salensky durchaus in Zweifel gezogen wird, da dieser Forscher bei der Pilidiumentwicklung das Nervensystem als ectodermaler

Natur erkannte, was ja auch mit der gewöhnlichen Entstehungsweise dieses Organsystems übereinstimmt. Dagegen ist Hubrecht geneigt, die Genitalorgane, welche schon früh auftreten, vom Ectoderm herzuleiten.

Während Rüssel und Rüsseltasche bedeutend nach hinten weiter gewachsen sind, haben sich auffällige Veränderungen mit dem Darm vollzogen. Wie beim Pilidium besteht derselbe aus einem weiteren hinteren u. einem engeren vorderen Abschnitt, obwohl hier auch der letztere entodermaler Natur sein soll. Infolge einer Zellenwucherung schliesst sich der vordere Abschnitt (Fig. 106), höhlt sich aber später wieder aus, und sein Lumen communicirt dann sowohl mit dem Darmlumen, wie mit der Aussenwelt. Also liegt der definitive Mund doch an der Stelle des Blastoporus. Ungefähr zur Zeit, da der Schluss des Blastoporus erfolgt, durchbricht der flimmernde Embryo die ebenfalls mit Wimperhaaren bedeckte Embryonalhülle und die Eihaut, um sich im Freien weiter zu entwickeln.

Als bläschenförmige Bildungen entsteht nach Hubrecht vom Oesophagus, also vom Entoderm aus (denn er soll ja entodermaler Natur sein), die paarige Anlage zweier Nephridien (?), welche sich erst später mit der Aussenwelt in Verbindung setzen würden. Bei der Entwicklung aus dem Pilidium finden sich die entsprechenden Gebilde am Vorderdarm (Fig. 104 *A*), der hier ectodermaler Natur ist.

3. Directe Entwicklung.

Einen Uebergang der indirecten zur directen Entwicklung bietet die von Dieck untersuchte Nemertine, Cephalothrix galatheae dar. Hier entsteht als Resultat der ziemlich regelmässig verlaufenden Furchung eine bewimperte Blastula. Eine weite schüsselförmige Einsenkung, welche an derselben auftritt, ist Dieck geneigt, als einen Anklang an die Pilidiumform zu betrachten, indem die Ränder der Einsenkung, weiter auswachsend, die Seitenlappen des Pilidiums ergeben würden. Aber weit mehr als diese äussere Gestaltung des Embryos erinnert ein sich später vollziehender Vorgang an den indirecten Entwicklungsgang anderer Nemertinen. Nachdem sich der Embryo in die Länge gestreckt und schon mehr Wurmform angenommen hat, beginnt er die ihn bedeckende Wimperzellenschicht abzustossen, unter der dann sofort ein neues Wimperkleid zur Ausbildung gelangt. Offenbar wird auch hier wie beim Desor'schen Typus und beim Pilidium unter einer Larvenhaut die neue Körperdecke des Wurms gebildet, nur dass eine bedeutende Vereinfachung des Entwicklungsmodus stattgefunden hat. Es werden nicht mehr infolge von Einstülpungen der Larvenhaut besondere Platten gebildet, welche sich vergrössernd zur Bildung der neuen Körperdecke zusammentreten, sondern die letztere spaltet sich direct von der Larvenhaut ab. Dieser Process spielt sich an der freilebenden Larve ab, denn schon längere Zeit vorher hat der Embryo die Eihülle durchbrochen. Bereits bei seinem Freiwerden weist er am Vorder- und Hinterende starke Cilien auf (Fig. 108), welche ebenfalls als Reminiscenz an das Pilidiumstadium erscheinen.

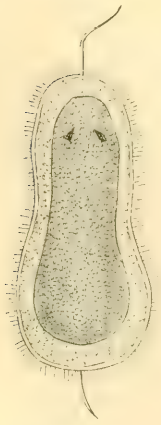


Fig. 108. Soeben ausgeschlüpfter Embryo von Cephalothrix galatheae (nach Dieck).

Starke Cilien oder Cilienbüschel an den Körperenden der Embryonen treten sogar noch bei solchen Formen auf, deren Entwicklung eine ganz directe geworden ist (Amphiporus, Tetrastemma, Malacobdella) und bei denen sich sonstige Anklänge an die indirecte Entwicklung nicht mehr finden, offenbar ein Hinweis darauf, dass die Entwicklung durch bewimperte, freischwimmende Larvenformen der ursprüngliche, die directe hingegen der abgeleitete Entwicklungsmodus ist.

Furchung und Keimblätterbildung scheint bei den sich direct entwickelnden Formen nicht immer in gleicher Weise zu verlaufen, wie wir sie bisher kennen lernten. Bei Monopora vivipara allerdings entsteht nach einer unregelmässig verlaufenden Furchung aus der Blastula eine Invaginationsgastrula (Salensky), andere Formen hingegen (Amphiporus lactifloreus, Polia carcinophila, Tetrastemma varicolor) sollen eine Delaminationsgastrula besitzen (Barrois, Hoffmann). Die Schicht lang prismatischer Zellen, welche die Blastula bildet, spaltet sich in eine äussere und innere Lage. Die erstere entspricht dem Ectoderm, während die letztere wiederum in eine Doppelschicht zerfällt, das nach aussen hin gelegene Mesoderm und das innere Entoderm. Bei Tetrastemma vollzieht sich die Differenzirung dieser Zellschichten an einer soliden Zellenmasse, und es bleibt im Centrum noch ein Rest von Zellen zurück, die nur als Nahrungsmaterial verwendet werden. Auch bei Malacobdella soll der Keim eine solide Zellenmasse darstellen. Von ihr hebt sich das Ectoderm ab. In die dadurch gebildete Höhle wandern von der inneren Zellenmasse aus einzelne Zellen ein, die das mittlere Keimblatt bilden. Die übrigen Zellen entsprechen dem Entoderm und ordnen sich schliesslich zu einem Darmepithel an, welches zur Bildung von Mund und After mit dem Ectoderm verschmilzt. Damit ist die Embryonalentwicklung vollendet. Der bewimperte Embryo gelangt nach aussen, um sich direct zur Nemertine auszubilden (Hoffmann).

Die Entstehung der einzelnen Organe bei den sich direct entwickelnden Nemertinen ist in neuerer Zeit von Salensky (No. 24) an Monopora studirt worden. Dieselbe entspricht im Wesentlichen dem, was wir schon bei dem indirecten Entwicklungsgange kennen lernten. Am vorderen Körperende entsteht in Form zweier Ectodermverdickungen das Centralnervensystem, das sich bald aus seinem Zusammenhange mit dem Ectoderm löst. Die Anlage der beiden Gehirnganglien wächst nach hinten in die zwei Seitennerven aus.

In der Nähe der Ganglienanlagen entsteht sowohl der Rüssel wie der Oesophagus, beide als knospenförmige Verdickungen des Ectoderms und beide von sehr ähnlichem Aussehen. Der Rüssel ist bei dieser Form auch im ausgebildeten Thier dem Oesophagus sehr genähert, wodurch sich das Verhalten der Anlagen beider Organe erklärt. Der über dem Oesophagus gelegene Rüssel mündet mit diesem in ein gemeinsames Atrium. Trotzdem dürften aber hier kaum Beziehungen zwischen Oesophagus und Rüssel zu suchen sein, wie Hoffmann und Balfour vermutheten, sondern das Verhalten von Monopora ist wohl viel eher secundärer Natur. Der anfangs am vorderen Körperende gelegene Rüssel trat erst später mit dem Oesophagus in Verbindung, indem er nach hinten rückte. Uebrigens ist diese Verbindung eine sehr lose, indem sich Rüsseltasche und Oesophagus nicht eigentlich vereinigen, sondern vielmehr getrennt von einander in das gemeinsame Atrium münden. —

Im weiteren Verlauf der Entwicklung höhlt sich die Anlage des Oesophagus aus und verbindet sich mit dem Darm. Letzterer stellt nach Verschluss des Blastoporus einen geschlossenen Sack dar. In dessen Lumen wandern die Entodermzellen ein, indem sie es dadurch ganz erfüllen. Später

ordnen sie sich zu einem Epithel, und dann verbindet sich auch der Oesophagus mit der Darmwand. Später wird der After gebildet.

Der Rüssel wird auch hier von Ectoderm und Mesoderm zusammengesetzt, welches letztere die Umhüllung der ectodermalen Einstülpung, sowie die Rüsselscheide aus sich hervorgehen lässt. — Für eine Bildung der Leibeshöhle durch Spaltung des mittleren Keimblatts tritt Salensky auch bei Monopora ein. Schon vor dem Auftreten der Leibeshöhle sollen zwei laterale und ein dorsales Blutgefäss gebildet sein, entsprechend dem Verhalten des ausgebildeten Thiers. Allem Anschein nach verdanken sie ihren Ursprung den inneren Theilen des Mesoderms, da sie in der Nähe des Darms gelegen sind.

Ueber die Anlage des Genitalsystems finden wir bei Salensky keine Angaben.

Allgemeines.

Wir müssen zum Schluss noch einmal darauf hinweisen, wie eng sich die verschiedenen Entwicklungsarten der Nemertinen an einander anschliessen. Im Pilidium entsteht der Wurm, indem dessen Ectoderm vier bläschenförmige Einstülpungen bildet, welche Scheibenform annehmen und, den Larvendarm umwachsend, sich zur Körperhaut des Wurmes vereinigen. Da die Scheiben, ihrer Entstehung entsprechend, zweischichtig sind, ist die von der inneren Lage gebildete Körperhaut des Wurms noch von einer Hülle (Amnion), der äusseren Lage der Scheiben umgeben. Die Larve selbst geht zu Grunde. — Beim Desor'schen Typus sind die ebenfalls aus dem Ectoderm der Larve hervorgehenden Scheiben von Anfang an nur einschichtig; es fällt also das Amnion weg, während die Entwicklungsvorgänge im Uebrigen ganz ähnlich verlaufen. Schliesslich werden die Scheiben überhaupt nicht mehr gebildet. Als Anklang an die frühere Entwicklungsweise hebt sich aber die äussere Ectodermlage von dem Embryo ab und wird abgeworfen (Cephalothrix). Zudem trägt der Embryo, ähnlich dem Pilidium, steife Cilien. Diess ist auch noch der Fall bei denjenigen Embryonen, die sich ganz direct in den Wurm umwandeln, ohne dass ihre Ectodermbedeckung noch wesentliche Veränderungen durchmacht.

Demnach erscheint das Pilidium als der ältere Entwicklungstypus, von dem sich die anderen ableiten, indem sie sich zugleich vereinfachen. Aber auch die Pilidiumentwicklung kann nicht die ursprüngliche Form sein. Die Entstehung des Wurms im Innern der Larve ist ein secundärer, wohl durch Anpassung an die Lebensverhältnisse entstandener Vorgang. Ursprünglich wandelte sich gewiss die Larve direct in den Wurm um, so wie es beispielsweise bei Turbellarien und Anneliden der Fall ist. Sollten sich die Angaben von Fewkes (No. 5) bewahrheiten, so könnten diejenigen Formen, bei denen das Pilidium vom Wurmkörper resorbirt werden soll, noch am ehesten einen Aufschluss über den ursprünglichen Entwicklungsmodus geben (vgl. pag. 143).

Die Gestalt der Nemertinenlarve weist, abgesehen von der Tornaria-ähnlichen Form (Fewkes), auf zweierlei Beziehungen hin. Die einen gelten den Turbellarien. Die Uebereinstimmung ist ohne Weiteres klar, wenn man die Goette'sche Stylochuslarve ins Auge fasst (Fig. 80 pag. 109) Diese Larve zeigt die beiden typischen Seitenlappen des Pilidiums. Wie sie auf die Müller'sche Larve bezogen werden kann, wurde bei der Behandlung der Turbellarien gezeigt. Vorsicht bei der Vergleichung von Larvenformen scheint freilich geboten, und zumal im vorliegenden Falle, wo

die ersten Entwicklungsstadien in beiden Gruppen stark von einander abweichen. So könnte man geneigt sein, die Aehnlichkeit in der äusseren Form für eine zufällige zu halten, besässen nicht auch die ausgebildeten Thiere vielfache übereinstimmende Züge in ihrer Organisation.

Ebenso wie den Turbellarienlarven nähert sich das Pilidium der Trochophora der Anneliden (vgl. pag. 175). Mit ihr hat es den Besitz der Scheitelplatte, der von dieser ausstrahlenden Stränge und des Ringnerven gemein, welcher unter dem Wimperapparat hinzieht. Die Scheitelplatte giebt freilich hier nicht, wie bei den Anneliden, dem Schlundganglion seinen Ursprung, denn sie geht ja mit dem Pilidium verloren. Schon aus diesem Grunde scheint es nicht statthaft, das Gehirn der Nemertinen ohne weiteres mit demjenigen der Anneliden zu homologisiren. Abgesehen davon entstehen die Lateralnerven der Nemertinen durch Auswachsen des Gehirnganglions, welches bereits aus seinem Zusammenhange mit dem Ectoderm gelöst ist, während die Bauchganglienkette der Anneliden durch fortschreitende Differenzirung des Ectoderms ihren Ursprung zu nehmen scheint.

Das Nervensystem der Nemertinen schliesst sich am nächsten demjenigen der Plattwürmer und zumal der Turbellarien an, mit denen die Nemertinen auch sonst gemeinsame Züge aufweisen, so die gleichmässige Bewimperung der ganzen Körperoberfläche, das Körperparenchym, die Seitenorgane. Von besonderem Werth für die Vergleichung beider Gruppen scheint uns aber die Gestaltung des Rüssels zu sein. Der Rüssel, am vorderen Körperende gelegen und offenbar durch Umwandlung desselben zum Tastorgan entstanden und ins Innere des Körpers einbezogen, weist in beiden Gruppen eine zu übereinstimmende Bauart und Lage auf, um nicht zum Vergleich herauszufordern.

Andere Verhältnisse scheiden die Nemertinen von den Turbellarien. Der Darm besitzt eine Afteröffnung, die allen Plattwürmern fehlt. Das Vorhandensein eines differenzirten Blutgefässsystems weist auf eine höhere Organisationsstufe der Nemertinen hin. Die Genitalorgane sind ganz abweichend von denen der Plathelminthen gestaltet, während diejenigen der Turbellarien, Trematoden und Cestoden im Bau grosse Uebereinstimmung zeigen. In der Lagerung der Geschlechtsorgane lässt sich eine segmentale Anordnung erkennen. Ob die Andeutungen einer Segmentirung, wie sie durch das Auftreten von Septen, welche den Darm einschnüren, sowie durch die mehrfachen Ausmündungen des Wassergefässsystems gegeben sind, eine höhere Bedeutung haben, lässt sich beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht sagen. Was wir bisher vom Excretionssystem kennen gelernt haben (v. Kennel und Oudemans), berechtigt uns weder, darin einen höheren Organisationsgrad zu erblicken, noch die Nemertinen den Plathelminthen zu nähern, obwohl das Vorhandensein zweier Längsstämme auf letztere hindeuten könnte. Die Nemertinen ganz von den Plathelminthen zu trennen und sie den segmentirten Würmern zu nähern, wie es schon geschehen ist, scheint bei ihren mannigfachen Beziehungen zu den Turbellarien nicht berechtigt, obwohl ihre Organisation eine weit höhere ist als die der letzteren. Weit strenger würden Turbellarien und Nemertinen zu scheiden sein, wenn sich die über Segmentirung des Körpers und Auftreten einer echten Leibeshöhle gemachten Angaben bewahrheiteten.

Schliesslich können wir eine Auffassung hier nicht unerwähnt lassen, welche die Nemertinen zu den Vertebraten in Beziehung setzt. Hubrecht, der Vertreter dieser Ansicht, vergleicht den von ihm gefundenen dorsalen Nervenstrang dem Centralnervensystem der Wirbelthiere. Die Gehirnganglien der Nemertinen sollen der Ganglienreihe der Gehirnnerven bei den Vertebraten, die Seitennerven den bei den Wirbelthieren so constant auftretenden

Nervi laterales entsprechen. In der Chorda sieht Hubrecht die umgewandelte Rüsselscheide, während der Rüssel selbst als Rest in der Hypophyse zu erkennen wäre. Für letztere Ansicht findet Hubrecht eine Stütze darin, dass der Rüssel bei einigen Nemertinen in der Nähe des Oesophagus ausmündet und bei Tetrastemma auch aus der Wand des Oesophagus hervorgehen soll (Hoffmann No. 7). Vorläufig haben diese Ausführungen nur den Werth einer blossen Hypothese.

Litteratur.

1. **Barrois, Jules.** *Mémoire sur l'embryogénie des Nemertes. Annales des sciences nat. 6e série. Zoologie T. 6. 1877.*
2. **Bütschli, O.** *Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 39, I. 1873.*
3. **Desor, E.** *Embryologie von Nemertes. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1848.*
4. **Dieck, G.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 8. Bd. 1874.*
5. **Fewkes, J. W.** *On the development of certain worm larvae. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College in Cambridge, Mass. Vol. 11. 1883—85.*
6. **Gegenbaur, C.** *Bemerkungen über Pilidium, Actinotrocha und Appendicularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.*
7. **Hoffmann, C. K.** *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen I. Zur Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma varicolor Oerst. Niederländisches Archiv f. Zoologie. 3. Bd. 1876—77.*
8. **Hoffmann, C. K.** *Zur Anatomie u. Ontogenie von Malacobdella. Ebenda. 4. Bd. 1877—78.*
9. **Hubrecht, A. A. W.** *Proeve eener ontwickelungsgeschiedenis van Lineus obscurus Barrois. Prys verhandeling met goud bekroond en uitgegeven door het provinciaal Utrechtsch genootschap van Kunsten en Wetenschapen. Utrecht 1885. (Uns lagen nur die beiden folgenden Mittheilungen des Verfassers vor, welche dasselbe Thema behandeln.)*
10. **Hubrecht, A. A. W.** *Contributions to the embryology of the Nemertea. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 26. 1886.*
11. **Hubrecht, A. A. W.** *Zur Embryologie der Nemertinen. Zool. Anzeiger. Jahrg. 8. 1885.*
12. **Hubrecht, A. A. W.** *On the ancestral form of the Chordata. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 23. 1883.*
13. **Hubrecht, A. A. W.** *Relations of the Nemertea to the Vertebrata. Ebenda. Vol. 27. 1887.*
14. **Hubrecht, A. A. W.** *Report on the Nemertea, collected by H. M. S. Challenger. Vol. 19. 1887.*
15. **Mac Intosh, W. C.** *A monograph of the british Annelids. Part. I. The Nemerteans (Ray Society). 1874.*
16. **Kennel, J. von.** *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. Arbeiten des Würzburger zool. Instituts. 4. Bd. 1877—78.*
17. **Krohn, A.** *Ueber Pilidium und Actinotrocha. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1858.*
18. **Leuckart, R.** *u.* **Pagenstecher, A.** *Untersuchungen über niedere Seethiere. Ebenda. 1858.*
19. **Metschnikoff, E.** *Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg VIIe sér. T. 14. 1869.*
20. **Metschnikoff, E.** *Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*
21. **Müller, Joh.** *Fortsetzung des Berichts über einige Thierformen der Nordsee. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847.*
22. **Müller, Joh.** *Ueber verschiedene Formen von Seethieren. Ebenda. 1854.*
23. **Oudemans, A. C.** *The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea. Quart. Journ. of micr. science. Vol. 25. 1885.*
24. **Salensky, W.** *Recherches sur le développement de Monopora (Borlasia) vivipara Uljan. Archives de Biologie. T. 5. 1884.*
25. **Salensky, W.** *Bau und Metamorphose des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
26. **Wilson, E. B.** *On a new form of Pilidium. Stud. of the biological laboratory of the John Hopkins university. Baltimore. Vol. II. 1882.*

VII. Capitel.

NEMATHELMINTHEN.

Systematik: I) Nematoden s. str.
II) Gordiiden.

I. Nematoden s. str.

Embryonalentwicklung.

Die Ablage der meist ovalen, zuweilen kugligen Eier geschieht bei den Nematoden zu sehr verschiedener Zeit. Zuweilen werden die Eier schon sehr früh abgelegt, ehe noch die Furchung beginnt, und sie sind dann von einer dicken Schale umgeben (Ascaris lumbricoides, Trichocephalus dispar), während andere dünnschalige Eier ihre Entwicklung bereits im Innern des mütterlichen Körpers beginnen (Dochmius u. a.) oder sogar dieselbe hier ziemlich weit fortsetzen (Oxyuris vermicularis u. a.). Noch andere Nematoden, wie z. B. Trichina spiralis und einige Ascaris-Arten sind lebendiggebärend. Die Embryonalentwicklung ist, wenn auch leider nicht vollständig, von einer Anzahl Formen bekannt geworden. So weit daraus ersichtlich, scheint die Furchung im Ganzen in ziemlich übereinstimmender Weise zu verlaufen. Sie ist eine totale, ziemlich äquale und führt zur Bildung einer Blastula, die allerdings ziemlich verschiedenartig gestaltet sein kann. Sie kann die Form eines blossen, von Goette als Sterroblastula bezeichneten Zellenhaufens haben (Rhabditis nigrovenosa) oder eine wirkliche Blase mit allerdings nur sehr wenig umfangreicher Höhlung darstellen (Ascaris megalocephala) oder endlich in Form einer zweischichtigen Zellenplatte erscheinen (Cucullanus elegans).

Schon frühzeitig sind an dem sich furchenden Ei die Anlagen der Keimblätter sowohl, wie die Differenzirung der verschiedenen Körpergegenden zu erkennen (Goette, Hallez). Schon durch die erste Theilung wird das Ei in eine ectodermale und entodermal-mesodermale Hälfte zerlegt. Bei Rhabditis nigrovenosa lässt sich nach Goette schon zu dieser Zeit die ventrale und dorsale Seite, das Vorder- und Hinterende des Embryos unterscheiden. Das Ento-Mesoderm zerfällt zunächst in zwei Blastomeren. Die ectodermale Kugel aber sendet dorsal einen Fortsatz über jene beiden hinaus (Fig. 109 *A*), und hier lagert sich dann eine neu entstehende Ectodermkugel an. Bei der weiteren Theilung des Ectoderms, sowie des Ento-Mesoderms schieben sich die Elemente des ersteren über die des letzteren

immer mehr hinüber und kommen so im Ganzen mehr dorsal zu liegen (Fig. 109 *B*). Zwei nebeneinander gelegene Zellen an dem vorherigen Ectodermpol bezeichnen in späteren Stadien das Schwanzende des Embryos (Fig. 110 *A* u. *B*), während entgegengesetzt das Kopfende gelegen ist.

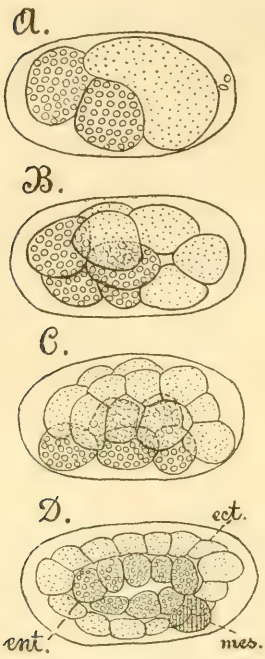


Fig. 109. *A—D* Furchungsstadien und Keimblätterbildung von Rhabditis nigrovenosa (nach Goette). *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm.

Während Goette die Trennung des Mesoderms vom Entoderm erst später eintreten lässt, findet dieselbe nach Hallez (bei Ascaris und Rhabditis aceti) schon im achtzelligen Stadium statt, in welchem sich zwei Mesodermzellen von zwei Entodermzellen abschnüren. Im Stadium von 24 Zellen ist die Blastula mit wenig umfangreicher Furchungshöhle gebildet, deren dorsalen Theil die Ectodermzellen, deren ventralen Theil die ento- und mesodermalen Zellen ausmachen.

Die Gastrulation vollzieht sich in verschiedener Weise, je nach der Gestaltung der Blastula. Bei Ascaris megalocephala bildet sich eine Invaginationsgastrula, deren Urdarm freilich sehr flach ist, entsprechend der Form der dickwandigen Blastula (Hallez). In eigenthümlicher Weise verläuft der Gastrulationsprocess bei Cucullanus elegans, wie durch Bütschli gezeigt wurde. Bei dieser Form ist das Blastulastadium, wie erwähnt, durch eine zweischichtige Zellenplatte repräsentirt. Diese Gestalt geht aber bald verloren, indem die Zellen der einen Schicht sich rascher vermehren als die der anderen und dadurch eine Krümmung nach der Seite der letzteren erfolgt. Es wird schliesslich eine Art von Rohr gebildet, welches einen langgestreckten Spalt an der einen Seite aufweist. Dieser entspricht dem Blastoporus der eigenthümlich gestalteten Gastrula. Auch bei den von Hallez beobachteten Formen, sowie bei Rhabditis nigrovenosa ist der Blastoporus lang schlitzförmig (Fig. 110 *B*, *bl*). Bei dem letztgenannten Nematoden entsteht die Gastrula durch stärkere Vermehrung der Ectodermzellen und epibolische Umwachsung des Ento-Mesoderms (Fig. 109 *B—D*), wobei ein langer Spalt, eben der Blastoporus, an der ventralen Seite übrig bleibt (Fig. 110 *B*), der sich später von hinten nach vorn allmählich schliesst. Ein Uebergang zwischen der Invaginationsgastrula und derjenigen durch Epibolie kommt nach Hallez bei Oxysoma vor.

Bezüglich einiger Daten der noch wenig aufgeklärten späteren Embryonalentwicklung müssen wir uns vor Allem an die Angaben von Goette über Rhabditis nigrovenosa halten. Nach ihm erfolgt, wenn die Umwachsung schon weit vorgeschritten ist, die Bildung des Mesoderms durch Herausdrängen zweier Zellen aus dem Verbande des Ento-Mesoderms am hinteren Ende des Embryos (Fig. 109 *D*). Es liegt nahe, diese beiden Zellen mit den Urmesodermzellen der Anneliden zu vergleichen, zumal sie sich nach vornhin vermehren und dann zwei neben dem Entoderm liegende Zellenreihen darstellen, ähnlich den Mesodermstreifen der

Anneliden (Fig. 111 *A* u. *C*). Doch ist ihre weitere Ausbildung eine andere als dort, indem sich später einzelne Zellen von ihnen ablösen und sich an verschiedenen Stellen zwischen Darm und Körperwand anlagern, ohne ein Cölom im Sinne der Anneliden entstehen zu lassen (vgl. pag. 176).

Der Embryo, der bis jetzt eine ovale Gestalt besass, ändert dieselbe insofern, als er sich nach der Ventralseite einkrümmt (Fig. 110 *D*) und sich mehr in die Länge streckt. Dabei sind die Gestaltungsverhältnisse des Entoderms ins Auge zu fassen. Dasselbe bildet anfangs zwei Zellenschichten, zwischen denen nur ein schmales Lumen vorhanden ist (Fig. 110 *A* u. *C*).

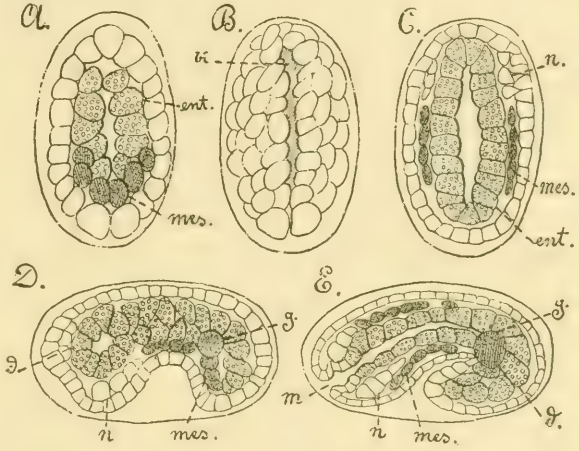


Fig. 110. *A—E* Verschiedene Entwicklungsstadien von Rhabditis nigrovenosa (nach Goette).

bl Blastoporus, *d* Darmcanal, *ent* Entoderm, *g* Genitalanlage, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems.

Letzteres verschwindet bald in den hinteren Partieen des Entoderms, und nunmehr lagern sich die Zellen in einer Reihe hintereinander (Fig. 110 *D*). Nur im vorderen Theil bleibt das Lumen erhalten, und hier bildet eine Einsenkung des Ectoderms, welche mit dem Entoderm verschmilzt, die Anlage des Vorderdarms (Fig. 110 *D* u. *E*). Der Mund liegt an derselben Stelle, wo der letzte Rest des von hinten nach vorn zum Schluss gekommenen spaltförmigen Blastoporus zu bemerken war. Im übrigen Theil des Darmes bildet sich noch später wieder durch Spaltung des Ectoderms ein Lumen aus (Fig. 110 *E*). Das hintere Ende der Entodermzellen soll nach den Angaben von Goette und Hallez mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters verschmelzen, ohne dass eine Einsenkung des Ectoderms zu bemerken ist, während Strubell (No. 10) eine solche vorhanden sein lässt. — Durch Verdickung des Ectoderms in der Umgebung des Mundes entsteht das Centralnervensystem (Fig. 110 *C* u. *D*, *n*), und zwar sollen sich die dorsalen und ventralen Theile des Schlundringes früher aus der Verbindung mit dem Ectoderm lösen, als seine Seitentheile (Ganin). Der ventrale Längsnerv scheint aus einer paarigen Anlage hervorzugehen, welches Verhalten zu einer Vergleichung mit den ventralen Längsstämmen der Plathelminthen geführt hat. Zugleich war man in Verfolgung dieses Gedankens geneigt, den dorsalen Längsstamm auf die dorsalen Nerven der Plathelminthen zurückzuführen und deren Lateralnerven mit den beiden Nerven der Seitenlinien bei den Nematoden zu vergleichen. Doch muss bemerkt werden, dass das thatsächlich vorliegende Material keine Sicherheit für diese Vergleiche bietet. — Wenig Sicheres ist auch über die weiteren Veränderungen des Mesoderms bekannt. Die Mesoderm-

zellen vermehren sich reichlich, lösen sich von den beiden Zellreihen ab und wandern nach verschiedenen Seiten hin. Sie drängen sich auch zwischen die Anlagen des Nervensystems und die Haut ein, indem sie dadurch beide von einander trennen (Fig. 110 *E*). Schliesslich bildet das Mesoderm eine ziemlich gleichmässige Schicht zwischen Darm und Oberhaut, so dass die anfängliche bilaterale Anordnung damit verschwindet. Wichtig wäre es, über die Bildung der Leibeshöhle bei den Nematoden Genaueres zu erfahren.

Besser bekannt ist die Entstehung der Geschlechtsorgane, die in ihren Anfangsstadien für beide Geschlechter die gleiche ist. In den nur erst aus wenigen Zellen bestehenden Mesodermstreifen zeichnet sich eine dieser Zellen durch ganz besonderen Umfang aus (Fig. 110 *D* u. *E*, *g*). Sie repräsentirt die Anlage der Genitalorgane. Bei Rhabditis entwickelt sich aus ihr durch Theilung ein Zellenstrang, dessen einzelne Zellen sich weiter theilen und schliesslich zu den Geschlechtsproducten werden (Goette), während sich andere Nematoden in dieser Beziehung abweichend verhalten. Zwar vermehrt sich die ursprüngliche Zelle hier auch, aber die Protoplasmaleiber der neu entstehenden Zellen trennen sich nicht von einander, sondern es wird ein Syncytium mit vielen Kernen gebildet. Die anfangs schlauchförmige Geschlechtsanlage wächst und differenzirt sich später in Keimdrüsen und Leitungsapparat. Während in den ersteren die kernhaltige Protoplasmamasse als Keimlager bestehen bleibt, bildet sich in dem letzteren ein peripheres Epithel heraus (Ant. Schneider).

Die Gestalt des reifen Embryos gleicht zwar im Grossen und Ganzen schon derjenigen des Nematoden, doch hat sie, zumal bei den parasitischen Formen noch mancherlei Veränderungen durchzumachen, ehe sie die ausgebildete Form erreicht. Dazu sind oft mehrfache Häutungen erforderlich. In einigen Fällen besitzt der Embryo provisorische Organe, welche als Anpassungen an seinen Entwicklungsgang erscheinen. So findet sich bei Spiroptera obtusa und Cucullanus elegans ein Bohrzahn am Mundrande, und die Larve des letztgenannten Wurmes läuft in ein langes pfriemenförmiges Hinterende aus, während der ausgebildete Wurm einen auffallend stumpfen Hintertheil besitzt.

Die postembryonale Entwicklung.

Der postembryonale Entwicklungsgang gestaltet sich bei den parasitischen Nematoden sehr verschieden. Am einfachsten erscheint er dann, wenn die Eier des Nematoden von seinem Wohnort, also etwa aus dem Darm des Wirthes mit dessen Koth nach aussen gelangen und dann von einem anderen Thier derselben Art mit der Nahrung wieder aufgenommen werden. Die Eier können dabei an den einzelnen Punkten dieser Wanderung schon verschieden weit entwickelt sein, jedenfalls aber wird ihre Hülle erst im Darmcanal des neuen Trägers zerstört, und der Embryo findet nun hier sogleich die ihm zusagenden Lebensbedingungen. Eine solche directe Uebertragung der Eier in den Darm des Wirthes beobachtete Leuckart bei Trichocephalus affinis und Heterakis vesicularis.

Etwas weniger einfach gestalten sich die Verhältnisse dann, wenn die nur von einer dünnen Schale umgebenen Eier ihre Embryonen schon im Freien entlassen. Diese leben dann in feuchter Erde oder Wasser ganz nach Art der beständig frei lebenden Nematoden und ernähren sich wie diese. Ueberhaupt gleichen sie den Angehörigen der Gattung

Rhabditis so stark, dass sie von ihnen nicht zu unterscheiden sind (Leuckart). Der Wurm erreicht während des freien Lebens eine gewisse Grösse und Ausbildung. Erst wenn er dann in den Körper seines Wirthes gelangt, werden die zum freien Leben nöthigen Organe zurückgebildet, und er passt sich nunmehr der parasitischen Lebensweise an. So ist es beispielsweise bei Dochmius trigonocephalus und duodenalis der Fall. Die Rhabditis-ähnlichen Larven dieser Würmer machen im Freien mehrere Häutungen durch, werden dann mit dem Trinkwasser vom Hund bezgl. vom Menschen aufgenommen und erhalten hier infolge abermaliger Verwandlungen die scharfe Mundbewaffnung, welche ihnen im ausgebildeten Zustande eigen ist. — Einigermassen abweichend gestaltet sich der Entwicklungsgang bei den Mermithiden, die man als nicht geschlechtsreife Formen in Insectenlarven antrifft. Diesen Wohnort verlassen sie nach längerer Zeit des Aufenthalts, indem sie die Körperwand durchbrechen, und halten sich dann in der feuchten Erde auf. Hier häuten sie sich und wandeln sich zu geschlechtsreifen Thieren um. Diese begatten sich, legen ihre Eier in die Erde ab, und die aus denselben entwickelten jungen Würmer wandern nunmehr wieder in Insectenlarven ein, die von Mermis albicans z. B. in junge Raupen.

Der soeben für mehrere Nematoden geschilderte Entwicklungsgang, bei welchem die Würmer ein Rhabditis-Stadium durchlaufen, dürfte derjenigen Form am nächsten stehen, unter welcher der Parasitismus bei den Nematoden entstanden ist, d. h. es begab sich ein mehr oder weniger weit ausgebildeter Wurm in den Körper eines anderen Thieres, oder hängte sich zunächst nur an diesem fest, um sich von seinen Säften zu nähren. Erst allmählich wurde der Parasitismus ein ständiger, und gerade die Nematoden bieten alle Uebergänge von einem nur theilweise bis zu einem ausschliesslich parasitischen Leben, welches am Ende zu totaler Umgestaltung der Körperform führt. Eine solche Umgestaltung extremster Form erfährt die früher von Ant. Schneider und neuerdings von Leuckart (No. 7) genauer untersuchte Sphaerularia bombi. Dieser Wurm erscheint im ausgebildeten Zustand als ein dicker, höckriger Schlauch, welcher in der Leibeshöhle weiblicher Hummeln liegt. An ihm hängt ein winziges Würmchen, welches sich erst bei genauer Betrachtung als Nematode zu erkennen giebt. Der ganze Schlauch aber ist dadurch entstanden, dass sich die Vagina jenes Würmchens nach aussen vorstülpte und, enorm wachsend, den übrigen Geschlechtsapparat in sich aufnahm. Das ganze Thier stellt jetzt, mit Ausnahme des kleinen anhängenden Würmchens nur noch einen mit Geschlechtsproducten erfüllten Sack dar. In ihm entwickeln sich die Eier. Die jungen Würmer gelangen in die Leibeshöhle der Hummel und von da nach aussen, wo sie die Geschlechtsreife erlangen. Sie begatten sich im Freien, und wahrscheinlich wandern die befruchteten Weibchen in die Hummeln ein, wenn diese ihre Winterquartiere am Boden aufsuchen. Dann beginnt die merkwürdige Umgestaltung der Weibchen.

Einen Uebergang zu Sphaerularia bildet das von Leuckart entdeckte Atractonema gibbosum, bei welchem zwar ebenfalls eine Vorstülpung der Vagina stattfindet, jedoch keinen grösseren Umfang erhält, als etwa den des Wurms selbst. Als bruchsackartiger Körper hängt sie dem Wurm an. Der Darm des letzteren wird rückgebildet, so dass auch hier die Ernährung wohl durch Endosmose stattfindet. — Der Entwicklungsgang von Atractonema ähnelt dem der Sphaerularia.

Die Eier gelangen in die Leibeshöhle des Wirths und die jungen Würmer begeben sich von hier nach aussen, wo sie sich zu geschlechtsreifen Thieren ausbilden und begatten. Die befruchteten Weibchen dringen in die Larven einer Gallmücke, Cecidomya pini, ein, woselbst sie ihre weitere Ausbildung durchmachen.

Dem Entwicklungsgange der beiden zuletzt betrachteten Formen lässt sich derjenige des Rüben-Nematoden, Heterodera Schachtii, anschliessen. An den Seitenwurzeln der Zuckerrübe finden sich oftmals Anschwellungen, welche einen kuglig gestalteten, mit Eiern erfüllten Wurm enthalten, der sich durch seine Entwicklung als Nematode zu erkennen giebt. Die Eier dieses Wurmes entwickeln sich schon in seinem Innern und gelangen in einem am Hinterende der Mutter festsitzenden schleimigen Brutsack, welcher von deren Genitalgängen ausgeschieden wurde. Von hier treten dann die Larven nach aussen über und machen eine etwas verschiedenartige Entwicklung durch, je nachdem ein männliches oder weibliches Thier aus ihnen hervorgeht. Das mit einem stiletähnlichen Gebilde am Pharynx versehene Weibchen bohrt sich in eine Rübenwurzel ein, häutet sich hier und saugt eine so bedeutende Nahrungsmenge ein, dass es zu einer plumpen Gestalt anschwillt und dadurch die Epidermis der Wurzel zum Platzen bringt. So tritt das Hinterende des Weibchens hervor und wahrscheinlich erfolgt erst zu dieser Zeit die Begattung (Strubell).

Wohl die stärkste Umbildung, die ein Nematode erfährt, zeigt das ebenfalls von Leuckart (No. 7) aufgefundene Allantonema mirabile, ein Wurm von wurstförmiger gedrungener Gestalt, welcher in der Leibeshöhle eines Rüsselkäfers (Hylobius pini) lebt. Aehnlichkeit mit einem Nematoden ist weder äusserlich noch im Innern an diesem darmlosen Gebilde zu erkennen, abgerechnet die Gestaltung des Geschlechtsapparats und seiner Producte. Jener soll zwittrig sein, und es soll eine Selbstbefruchtung stattfinden. Die Eier entwickeln sich im Uterus zu jungen Nematoden, welche in die Leibeshöhle des Wirthes und später durch dessen Darm nach aussen gelangen. Die Larven leben längere Zeit frei, wozu sie ihre Organisation befähigt. Sie bilden sich zu männlichen und weiblichen Thieren aus, welche sich begatten und befruchtete Eier ablegen. Diese entwickeln sich im Freien, und es geht aus ihnen eine Generation Rhabditis-ähnlicher Nematoden hervor. Letztere wandern höchst wahrscheinlicher Weise in die Larven der Rüsselkäfer ein und gestalten sich hier zu der oben beschriebenen Allantonema-Form um. Hier tritt also die Complication des Entwicklungsanges hinzu, dass derselbe zwei verschieden gestaltete Generationen umfasst, von denen die eine zeitlebens frei, die andere jedoch zum Theil parasitisch lebt. Dieses Verhalten entspricht dem schon längst als Heterogonie bekannten Entwicklungsgange der Rhabditis nigrovenosa, nur dass bei dieser keine so wesentliche Umgestaltung der parasitisch lebenden Generation stattfindet. In der Lunge des Frosches lebt die gewöhnlich als Ascaris nigrovenosa bezeichnete hermaphroditische Form. Sie bringt die Eier hervor, deren Entwicklung wir oben geschildert haben. Die Eier entwickeln sich schon im Mutterthier und gelangen aus diesem in die Lunge des Frosches. Von da kommen die Embryonen in den Darm und mit dem Koth nach aussen. Hier bilden sie sich zu männlichen und weiblichen Thieren der eigentlichen Rhabditis-Form aus. Nach deren Begattung entwickeln sich im Innern des Weibchens einige Junge, welche dessen Körper verlassen, nachdem

sie sich von seinem Inhalt ernährt haben. Diese jungen Würmer zeigen ebenfalls Rhabditisform und verlieren sie erst, nachdem sie wieder in die Lunge eines Frosches eingewandert sind, wo sie sich zu der hermaphroditischen Form umwandeln. Entsprechend gestaltet sich auch nach Leuckart's Entdeckung der Entwicklungsgang von Rhabdonema strongyloides, dessen bisher als Anguillula intestinalis bezeichnete hermaphroditische Form im Darm des Menschen lebt, während die getrenntgeschlechtige Rhabditis-Form (Rhabditis stercoralis) sich im Freien findet.

Ebenfalls einen sehr hohen Grad der Anpassung an das parasitische Leben verrathen diejenigen Formen, welche zur Erreichung ihrer völligen Ausbildung in zwei verschiedenen Wirthsthieren schmarotzen müssen. Diess gilt z. B. für Cucullanus elegans, welcher sich im Darm des Barsches findet. Die Jungen dieses viviparen Nematoden gelangen aus dem Darm des Wirthes ins Wasser, wo sie mehrere Wochen lang frei leben können, bis sie ein passendes Wirthsthier auffinden. Dieses ist nicht der Barsch, wie man vermuthen sollte, sondern die Würmer wandern in Cyclops ein, indem sie erst durch den Mund in den Darm und dann in die Leibeshöhle des Krebses eindringen. Hier machen sie verschiedene Formveränderungen durch, erreichen aber ihre definitive Gestalt erst, nachdem der Cyclops, welcher sie beherbergt, von einem Barsch verschlungen wurde und sie in dessen Darm die Freiheit erlangten. Sie werden hier bald geschlechtsreif und bringen wieder Junge hervor, die denselben Entwicklungsgang durchmachen. Ganz gleiche Entwicklungsweise scheint ein im menschlichen Körper schmarotzender Nematode, Dracunculus medinensis, zu haben. Dracunculus lebt im Unterhautbindegewebe und verursacht durch sein Andrängen gegen die Haut eine Geschwulst und schliesslich einen Abscess, durch welchen er nach aussen zu treten vermag. So können auch die in unzähliger Menge im Wurm vorhandenen Embryonen nach aussen gelangen. Beim Baden des von der Krankheit Befallenen kommen sie auch ins Wasser und wandern wie die Larven des Cucullanus in Cyclopiden ein, nur dass sie direct durch dessen Körperbedeckung in sein Inneres dringen. Mit dem Trinkwasser wahrscheinlich werden diese inficirten Cyclopiden von den Bewohnern jener Gegenden aufgenommen.

Einen sehr ähnlichen Entwicklungsgang wie die beiden zuletzt betrachteten Formen hat Spiroptera obtusa, nur ist derselbe insofern dem parasitischen Leben noch mehr angepasst, als die Eier dieses Wurms sich nicht zu freiem Leben entwickeln, sondern direct von einem Zwischenwirth aufgenommen werden. Spiroptera obtusa lebt im Darm der Maus. Mit dem Koth gelangen die Eier, in denen schon die Embryonen entwickelt sind, nach aussen. Sie werden von Tenebriolarven, welche die Kothballen benagen, aufgenommen. In deren Magen schlüpfen die Embryonen aus, durchbrechen die Darmwand und kapseln sich im Fettkörper des Mehlwurms ein. Wenn eine Maus dann den Mehlwurm frisst, so inficirt sie sich mit der Spiroptera, und dieseer wacht in ihrem Darm zu neuem Leben, wird geschlechtsreif und pflanzt sich fort.

Mit am vollkommensten dem parasitischen Leben angepasst erscheint der Entwicklungsgang von Trichina spiralis, insofern dieser Nematode seinen gesammten Lebenslauf innerhalb des Körpers zweier Wirthe vollendet. Von anderen Nematoden weicht seine Entwicklungsweise dadurch ab, dass die im Darm des Trägers von dem geschlechtsreifen Weibchen geborenen Jungen nicht nach aussen gelangen,

sondern die Darmwand durchbrechen und in die Muskeln verschiedener Körpertheile des Wirthes einwandern, um sich nach genügendem Wachsthum einzukapseln. Um die Muskeltrichine zu neuem Leben zu erwecken und ihrer Geschlechtsreife entgegen zu führen, ist es nöthig, dass das inficirte Muskelfleisch von einem anderen Individuum verzehrt wird. In dessen Darm erreichen dann die Trichinen ihre völlige Ausbildung und pflanzen sich fort (Leuckart).

II. Gordiiden.

Ueber die Entwicklung der Gordiiden sind die Mittheilungen noch wenig eingehend.

Die Eier werden nicht einzeln abgelegt, sondern zu grösseren Ballen oder Schnüren vereinigt, indem während der Ablage eine zähe Masse über die schon von einer Schale umgebenen Eier ergossen wird. Die Masse erhärtet im Wasser. Da die Eierschnüre schwerer als das Wasser sind, sinken sie zu Boden und verbleiben hier, bis ihre Embryonalentwicklung vollendet ist. Diese beginnt erst nach der Ablage der Eier und nimmt ziemlich lange Zeit, nach Meissner ca. einen Monat und mehr in Anspruch. Bezüglich der ersten Entwicklungsstadien stimmen die Angaben der Autoren (Villot und Camerano, No. 11 u. 16) nicht überein. Nach Camerano ist die Furchung eine inäquale und führt zur Bildung einer zweischichtigen Zellplatte, welche sich in ganz ähnlicher Weise, wie dies oben (pag. 154) für Cucullanus angegeben wurde, durch Umbiegen der Ränder zu einer Gastrula mit langem spaltförmigen Blastoporus umgestalten soll. Letzterer schliesst sich, ganz wie dort, von hinten nach vorn. So weit reichen die Beobachtungen von Camerano an Gordius Villoti, und es scheint, als wenn sich die von Villot für Gordius aquaticus gegebenen Bilder auf Camerano's Beobachtungen beziehen liessen. Villot beschreibt die Furchung als regulär. Es entsteht ein solider Zellenhaufen, der sich nach weiterer Vermehrung der Zellen in eine centrale Zellenmasse und eine periphere Schicht spalten soll (Villot). Der bis jetzt kuglige Embryo streckt sich etwas in die Länge, und am einen Ende entsteht nun eine tiefe Einsenkung. In dieser legt sich der Kopf des Embryos in der Weise an, dass er später nach aussen umgestülpt werden kann. Der Kopf setzt sich aus einem dickeren Basaltheil und einem schlanken Rüssel zusammen. Ersterer trägt drei Kränze von je sechs Stacheln, letzterer drei lange feste Stilette, so dass der Embryo stark bewaffnet erscheint.

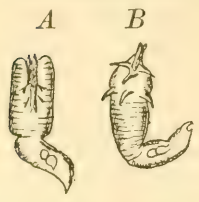


Fig. 111. *A* u. *B* Zwei Larven von Gordius subbifurcus mit eingezogenem und ausgestülptem Rüssel (nach Meissner).

Zur Zeit des Ausschlüpfens wird der Kopf mit seiner Bewaffnung vorgestülpt (Fig. 111 *B*), kann aber auch jederzeit wie vorher zurückgezogen werden (Fig. 111 *A*). Unterdessen hat sich der Darmcanal gebildet, der von der Mundöffnung an der Spitze des Rüssels bis zu dem etwas vor dem Körperende gelegenen After führt. An der Rüsselbasis mündet der Ausführungsgang eines auffällig umfangreichen Drüsencomplexes in den Oesophagus. Aeusserlich zeigt der Embryo ein geringeltes Aussehen (Fig. 111).

Der frei gewordene Embryo lebt als Larve eine Zeit lang frei im Wasser und dringt dann mit Hülfe seiner scharfen Bewaffnung durch die Haut ins Innere von Chironomuslarven ein, wie von Villot beobachtet wurde. Dieser Forscher stellt Meissner's Befund (No. 13), dass auch Ephemeridenlarven sich mit Gordiuslarven inficirten, als blosse Ausnahmefälle hin. Vom Gewebe der Chironomuslarve wird der Parasit mit einer Hülle umgeben und verbleibt hier so lange, bis die Larve zufällig von einem Fisch verschlungen wird (Villot No. 16). In dessen Darm frei geworden, durchsetzt die Gordiuslarve die Darmwand und kapselt sich abermals ein. An diesem Ort verharrt sie dann längere Zeit, ohne sich wesentlich zu verändern, schliesslich (zu Beginn des Frühjahrs) kehrt sie aber in den Darm zurück, verlässt diesen mit dem Koth und nimmt dann allmählich die Gestaltung des ausgebildeten Wurmes an, indem die Kopfbewaffnung verloren geht, die Ringelung der Körperoberfläche sich ausgleicht und die Geschlechtsorgane zur Ausbildung gelangen. Gleichzeitig erleidet der Darm eine theilweise Rückbildung, und der Mund kommt zum Verschluss. — Sichergestellt scheint es übrigens keineswegs, ob der Entwicklungsgang der geschilderte ist, oder ob nicht das Leben in nur einem Wirth den Gordius schon zur Weiterentwicklung befähigt (Villot No. 17).

Ausser in Fische kann die Gordiuslarve auch in Frösche, Insecten, Spinnen und Kruster gelangen, obwohl nach Villot die Fische ihre häufigsten Wirthe sein sollen. Auch in Landinsecten, z. B. in Käfern und Heuschrecken, werden die Gordien bekanntlich öfters gefunden, ohne dass über das Zustandekommen der Infection bei diesen Thieren Genaueres bekannt wäre. Bei Raubinsecten lässt sie sich durch Verschlingen inficirter Insectenlarven erklären. Wenn die Gordien in solchen Landthieren besondere Grösse und Ausbildung zeigen, so ist diess dadurch erklärlich, dass ihnen so lange die Gelegenheit fehlte, ins Wasser, den Ort ihrer definitiven Ausbildung, zu gelangen.

Allgemeines.

Es muss hier noch mit einem Worte der systematischen Stellung von Gordius gedacht werden. Vejdovsky hat sich neuerdings wieder der schon in früherer Zeit geltenden Auffassung zugewendet, dass die Gordiiden viel eher zu den Anneliden als zu den Nematoden Beziehungen aufweisen und vielleicht sogar als degenerirte Gliederwürmer anzusehen seien (No. 14 u. 15). Zu dieser Auffassung geben ausser der segmentartigen Anordnung der Ovarien besonders die Bildungsverhältnisse der Leibeshöhle Anlass. Letztere soll nach Vejdovsky wenigstens an ihrer somatischen Wand von einem deutlichen Epithel begrenzt und der Darm bezgl. die Genitalorgane sollen durch Mesenterien mit der Leibeswand verbunden sein. Villot stellt das Vorhandensein der Mesenterien in Abrede und bezieht das von Vejdovsky gesehene Epithel auf eine Art von Mesenchymgewebe, welches in jugendlichen Stadien der Ausbildung einen grossen Theil des Raumes zwischen Darm und Körperwand erfüllt. Demnach ist die Leibeshöhle der Gordiiden, wie diejenige der Nematoden, einerseits von der Muskulatur der Körperwand, die aus jenem Gewebe hervorgeht, und andrerseits von der entodermalen Darmwand selbst begrenzt. An letzterer konnte auch Vejdovsky kein bekleidendes Epithel erkennen, was er allerdings durch die starke Rückbildung des Darmes erklärt. Doch stellt auch v. Linstow neuerdings das Vorhandensein eines die Leibeswand bekleidenden Epithels in Abrede (No. 12), und Camerano spricht sich infolge der von ihm beobachteten ersten Entwicklung der Gordiiden für ihre Zugehörigkeit zu den Nemathelminthen aus (No. 11). Immerhin

unterscheiden sich die Gordiiden durch das eigenartige Verhalten ihrer Genitalorgane und die Abweichungen in anderen Organsystemen, zumal des in einen Bauchstrang auslaufenden Nervenrings, von den Nematoden und können diesen als besondere Abtheilung gegenübergestellt werden. Es muss hier wiederholt werden, was schon bei Behandlung der Nematoden ausgesprochen wurde, dass für die Beurtheilung der Stellung dieser Abtheilung vor Allem eine bessere Kenntniss der Entstehungs- und Umbildungsweise ihres mittleren Keimblattes erwünscht wäre.

Für die Stellung der Nemathelminthen im System giebt die Entwicklungsgeschichte keinen rechten Anhalt, und es ist bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse kaum möglich, dieselbe zu präcisiren. Es lässt sich nicht entscheiden, ob sie Beziehungen zu den Plathelminthen oder Nemertinen auf der einen Seite und solche zu den Anneliden auf der anderen Seite haben. Aus dem Bau der ausgebildeten Thiere scheint hervorzugehen, dass Anklänge an die Organisation der Echinoderes und Gastrotrichen vorhanden sind. Letztere aber sind wohl zweifellos mit den Rotatorien verwandt, so dass sich hiermit Beziehungen der Nemathelminthen zu der Trochophora ergeben würden (vgl. pag. 170).

Noch dunkler als die Stellung der Nemathelminthen ist die der Acanthocephalen. Wenn wir diese nicht, wie üblich, mit den Nemathelminthen behandelten, so geschah diess aus dem Grunde, weil ihre Zusammenstellung mit dieser Abtheilung nur auf Gründen rein äusserlicher Natur beruht und weder durch ihre Organisation noch durch die Art ihrer Entwicklung bedingt ist. Selbst die Körpermuskulatur, welche man gewöhnlich zur Vergleichung beider Gruppen benützte, scheint weder in ihrer Anordnung noch in ihrem Bau bei Nemathelminthen und Acanthocephalen gleichartig zu sein (Säfftigen, Köhler [Acanthocephalen, Litt. No. 6 u. 3]).

Litteratur.

1. **Bütschli, O.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*
2. **Ganin, M.** *Ueber die Embryonalentwicklung von Pelodera teres. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1878. (Auszug.)*
3. **Goette, A.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. II. Rhabditis nigrovenosa. Leipzig. 1882.*
4. **Hallez, P.** *Recherches sur l'embryogénie de quelques Nématodes. Paris. 1885.*
5. **Leuckart, R.** *Die Parasiten des Menschen. Leipzig. 1876.*
6. **Leuckart, R.** *Ueber Trichina spiralis. Leipzig. 1860.*
7. **Leuckart, R.** *Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Abhandl. der Kgl. sächs. Akad. Wiss. 13. Bd. 1887.*
8. **Schneider, Ant.** *Monographie der Nematoden. Berlin. 1866.*
9. **Siebold, Th. v.** *Beiträge zur Naturgeschichte der Mermithen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.*
10. **Strubell, A.** *Unters. über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden, Heterodera Schachtii. Bibliotheca zoologica. H. 2. 1888.*
11. **Camerano, L.** *I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Real. Acad. Scienz. Torino. Ser. 2. T. 40. 1889.*
12. **Linstow, O. v.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius tolosanus. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd 1889.*
13. **Meissner, G.** *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*
14. **Vejdovsky, F.** *Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
15. **Vejdovsky, F.** *Studien über Gordiiden. Ebenda. 46. Bd. 1888.*
16. **Villot, A.** *Monographie des Dragonneaux. Arch. de Zool. exp. et gén. T. 3. 1874.*
17. **Villot, A.** *Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens. Ann. sc. nat. 6e sér. Zool. T. 11. 1881.*
18. **Villot, A.** *Sur l'anatomie des Gordiens. Ebenda. 7e sér. T. 2. 1887.*
19. **Villot, A.** *Sur le développement et la détermination spécifique des Gordiens vivants à l'état libre. Zool. Anz. 10. Bd. 1887.*

VIII. Capitel.

ACANTHOCEPHALEN.

Die Eier der Acanthocephalen lösen sich von dem Ovarium ab und fallen als hüllenlose, gewöhnlich spindelförmig gestaltete Zellen in den Innenraum des weiblichen Körpers. Hier werden sie befruchtet. Nachdem diess geschehen ist, umgiebt sich das Ei mit einer zarten durchsichtigen Membran, und sodann beginnt die Furchung. Wenn diese (bei Echinorhynchus gigas) bis zur Bildung von zwölf Blastomeren fortgeschritten ist, entsteht unter der ersten Hülle, die sich weit vom Ei abgehoben hat, eine zweite Membran, zu welcher im Laufe der Entwicklung noch zwei weitere Schutzhüllen hinzukommen, so dass deren schliesslich vier vorhanden sind. Diess gilt für Echinorhynchus gigas (Fig. 113 *A*). Gewöhnlich bilden sich drei solcher Embryonalhüllen, von denen die mittlere durch Anlagerung bräunlich gefärbter Concremente eine ziemliche Dicke und Festigkeit erhält. Diese Gebilde sind deshalb besonders bemerkenswerth, weil sie erst während der Furchung entstehen, also nicht als Eihäute, sondern als eine Art von Embryonalhüllen zu betrachten sind, doch scheint ihnen keine zellige Structur zuzukommen. Sie erinnern an die bei den Taeniaden auftretenden Embryonalhüllen, welche ebenfalls eine ziemlich bedeutende Festigkeit erlangen können.

Während der Bildung der Embryonalhüllen hat die Furchung ihren Fortgang genommen.[1]) Sie ist inäqual und verläuft nach Leuckart bei

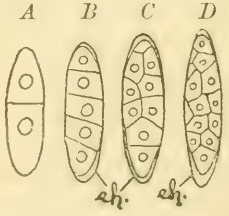


Fig. 112. *A—D* Vier Furchungsstadien von Echinorhynchus proteus (nach Leuckart).
eh Erste Embryonalhaut.

Ech. proteus und angustatus so, dass das spindelförmige Ei senkrecht zur Längsaxe in eine Reihe nicht ganz gleicher Zellen zerlegt wird (Fig. 112 *A* u. *B*). Nach der Fünftheilung werden die Blastomeren auch

[1]) Wir halten uns hier ausser an die älteren Beobachtungen von Greeff, und besonders von Leuckart, an die neueren Untersuchungen von Kaiser über Echinorhynchus gigas, die allerdings bisher nur vorläufig und ohne Abbildungen mitgetheilt wurden, aber doch einen Ueberblick über die Entwicklung dieser Formen gewinnen lassen.

in der Richtung der Längsaxe getheilt, und es kommt eine ziemlich regellose Lagerung der Furchungskugeln zu Stande (Fig. 112 *C* u. *D*). Als Resultat der Furchung stellt sich eine epibolische Gastrula dar (Kaiser), deren äussere Lage aus einer grossen Anzahl polyedrischer Zellen gebildet wird, während die innere Schicht aus weit umfangreicheren Zellen besteht und im Centrum einen Dotterrest umschliesst. Schon auf diesem Stadium erhält der Embryo seine Bewehrung. Zwischen je vier zusammenstossenden Ectodermzellen entsteht als Absonderungsproduct derselben ein nach hinten zu gebogenes Häkchen, welches in den von dem Embryo und der innersten Schutzhülle begrenzten Raum vorragt. Der ganze Körper eines Embryos von Ech. gigas ist mit kleinen Stacheln besetzt, und am Vorderende finden sich ausserdem fünf grössere Haken (Fig. 113 *A*). Das Vorderende des Körpers, an dem sie sitzen, lässt sich trichterförmig einziehen. Bei Ech. angustatus erscheint dasselbe abgestumpft, und an der so gebildeten Scheibe sitzen jedesmal 5—6 Haken (Fig. 113 *B*). Auch sie kann in ähnlicher Weise wie bei Ech. gigas nach innen eingezogen werden.

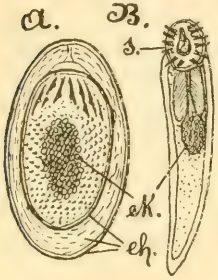


Fig. 113. *A* Embryo von Echinorhynchus gigas in den Embryonalhäuten (*eh*). *B* Larve von Echinorhynchus angustatus mit der die Bewaffnung tragenden Scheibe (*s*) am Vorderende (nach Leuckart), *ek* Embryonalkern.

Nachdem der centrale Dotter völlig aufgebraucht ist, beginnt ein von Kaiser als Histolyse bezeichneter Vorgang. Derselbe besteht darin, dass die Abgrenzung der Zellen gegen einander schwindet, die Zellkörper zusammenfliessen und die Zellkerne nach der Mitte des Embryonalleibes rücken, wo sie sich zu dem von Leuckart als Embryonalkern bezeichneten Gebilde zusammenhäufen. Uebrigens sind auch an dem Syncytium noch zweierlei Schichten zu unterscheiden, eine äussere zähe und eine innere weniger consistente, die den Embryonalkern umschliesst. Schon Leuckart zeigte, wie aus diesem centralen Theil des Embryos später der grösste Theil des Wurmes hervorgeht. Uebrigens verglich er ihn auch mit einem rudimentären Darm und wies darauf hin, wie der solide Körper, welchen er bei Ech. angustatus zwischen Kopfscheibe und Embryonalkern liegen fand (Fig. 113 *B*), dann als ein rudimentärer Pharynx aufgefasst werden könnte. Diese Auffassung schien befriedigend wegen der Zurückführung der des Darmes entbehrenden Acanthocephalen auf andere Würmer (Nematoden).

In der Beschaffenheit, wie sie oben beschrieben wurde, werden die von ihrer festen Hülle umgebenen Embryonen durch den complicirten Mechanismus des Leistungsapparates nach aussen entfernt. Jetzt befinden sie sich im Darmcanal des Wirthes, eines Fisches im Falle von Ech. angustatus und proteus, des Schweines im Falle von Ech. gigas, und gelangen nun mit dem Koth dieser Thiere ins Freie. Die Embryonen der letzteren Form werden gelegentlich der Nahrungsaufnahme von den Larven der Cetonia aurata verschluckt, während diejenigen der

beiden erstgenannten Würmer in ähnlicher Weise von Asellus aquaticus und Gammarus pulex aufgenommen werden. Im Magen des neuen Wirthes erweichen die Hüllen des Embryos, und er wird frei, um alsbald in die Darmwand einzudringen und entweder hier (Ech. gigas und angustatus) oder in der Leibeshöhle des Wirthes zur Ruhe zu kommen. Die Larve von Ech. angustatus gelangt später ebenfalls, aber auf mehr passive Weise infolge ihres starken Wachsthums und des Durchbrechens der Darmmuskulatur in die Leibeshöhle. Hier findet sich (bei Gammarus pulex) auch das Jugendstadium von Ech. polymorphus, welcher als ausgebildeter Wurm im Darm der Ente und anderer Wasservögel lebt (Greeff).

Die weitere Entwicklung der Larve ist infolge der im Innern sich vollziehenden Bildungsvorgänge mit einer Umgestaltung der äusseren Körperform verbunden. Bei Ech. gigas schwillt die mittlere Parthie des Körpers stark an, sobald sich die Larve in der Darmmuskulatur des Zwischenwirthes festgesetzt hat. Die Entwicklungsvorgänge gehen vom centralen Theil, dem sog. Embryonalkern aus, denn dieser ist es, welcher das Bildungsmaterial enthält. Nach Leuckart's Beobachtung soll er sich in vier hintereinander liegende Zellengruppen differenziren (Fig. 114 *A*). Von diesen vier Gruppen nimmt bald die hinterste einen grösseren Umfang an, indem sie eine peripherische Schicht aussendet, welche sich nach vorn und hinten ausbreitet und die anderen drei Gruppen, mit Ausnahme der vordersten umschliesst (Fig. 114 *A*). Der Echinorhynchus baut sich nun grösstentheils aus jenen Zellengruppen auf. Es soll nämlich deren vorderste den Rüssel, die zweite das Ganglion, die dritte, welche sich bald in zwei theilt, die Geschlechtsdrüsen und die vierte endlich deren Ausführungsgänge liefern. Die Zellschicht, welche die Gruppen umgiebt, spaltet sich später in zwei Lagen, welche von Leuckart als dem somatischen und splanchnischen Blatt des Mesoderms entsprechend behandelt werden. Beim Fehlen des Darmes würde das splanchnische Blatt nur in dem sog. Ligament und der Rüsselscheide, welche beiden Gebilde aus ihm hervorgingen, zum Ausdruck kommen. Das somatische Blatt würde, nachdem es sich von jenem weiter entfernt und die Leibeshöhle dazwischen gelassen hatte, die Körpermuskulatur bilden, während die Oberhaut direct aus der Larvenhaut hervorgeht. Nur die Cuticula der Larve wird abgeworfen, wenn die genügend fortgeschrittenen inneren Bildungsvorgänge diess gestatten. Es entsteht dann eine neue Cuticula. Während dieser Vorgänge haben sich auch die einzelnen Abtheilungen des „Embryonalkerns" bedeutend vergrössert und sind dadurch in ihrem Umfang demjenigen der Larve wieder etwas näher gekommen (Fig. 114 *B*). Es tritt gleichzeitig die Differenzirung und Ausbildung der einzelnen Organe ein.

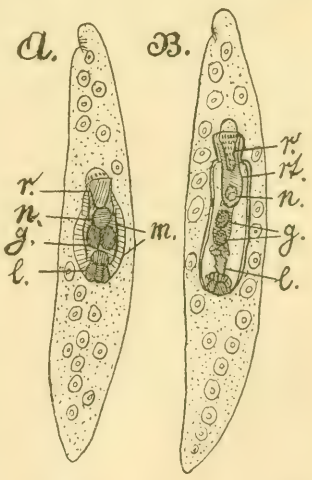


Fig. 114. *A* u. *B* Zwei Larven von Echinorhynchus proteus, in denen der „Embryonalkern" bereits seine Umwandlung durchmacht.

r Rüssel, *rt* Rüsseltasche, *n* Ganglion, *g* Anlage der Genitaldrüsen; *l* Leitungswege des Genitalsystems, *m* die Zellschichten, welche zur Bildung der Muskulatur bestimmt sind.

(Nach Leuckart.)

Aus der vorstehenden Darstellung, welche in den Hauptzügen die Befunde Leuckart's enthält, ergiebt sich, dass der grösste Theil des Wurmes aus jener schon mehrfach erwähnten centralen Masse hervorgeht, in welche sich zu Beginn der Entwicklung die Kerne zurückziehen sollen. Damit stimmen im Allgemeinen auch die neueren Angaben Kaiser's überein. Da es scheint, als wenn von ihm infolge der verbesserten Methoden einige Vorgänge genauer erkannt werden konnten und da dieselben höchst eigenthümlicher Natur sind, so soll auf seine Beobachtungen hier noch eingegangen werden, obwohl es schwer ist, aus der noch nicht von Abbildungen begleiteten kurzen Mittheilung ein anschauliches Bild der complicirten Vorgänge zu gewinnen.

Nachdem sich die Larve von Ech. gigas in der Darmwand festgesetzt hat und der mittlere Theil ihres Körpers stark angeschwollen ist, sollen sich nach einander einzelne Gruppen von Zellen ablösen, sich mit Zellplasma umgeben und dadurch zu den Bildungszellen der definitiven Haken des Rüssels werden. Die Zellengruppen rücken nach vorn und vereinigen sich schliesslich zur Bildung des Rüssels, der am Ende nach aussen vorgestülpt werden kann. Ungefähr zu gleicher Zeit wird die definitive Körperbedeckung des Wurmes dadurch angelegt, dass sich von der gesammten Peripherie des „Embryonalkerns" Kerne loslösen und in die äusserste Lage des Körperplasmas einwandern (Fig. 114 ?). Unter starker Theilung der Kerne bildet sich bald ein ganz regelmässiges Körperepithel. Die Cuticula der Larve scheint auch hier abgeworfen zu werden, ebenso wie deren provisorische Haken. Das Epithel scheidet eine neue Cuticula aus und darunter eine farblose zähe Secretmasse, das Fasergewebe der sog. Subcuticula. Gleichzeitig sollen von den Zellen des Körperepithels die muskulösen Elemente gebildet werden, welche sich in der Subcuticula finden. Als „Primitivmuskelfasern" treten sie in den Epithelzellen auf und dringen aus diesen in das Fasergewebe der Subcuticula ein. Ist dieser Prozess vollendet, so geht das Körperepithel völlig zu Grunde und verschwindet. — Mit der Bildung der Haut stimmt diejenige der Lemnisken überein. Die von der centralen Masse losgelösten und nach dem Vordertheil des Körpers gerückten Kerne bilden hier einen ringförmigen Wulst, der sich an zwei gegenüberliegenden Punkten in schlanke Zapfen, die Anlagen der Lemnisken, auszieht. In ihnen verläuft die Bildung des Fasergewebes ganz wie in der Haut. — Ebenfalls dem vorderen Körperende genähert und dicht hinter dem Rüsselzapfen liegt ein umfangreicher Haufen von Kernen, die Anlage des centralen Nervensystems, von welcher bald die peripheren Nerven auswachsen und sich an den verschiedenen Organen ausbreiten.

Die bisher ihrer Entstehung nach geschilderten Organe sollen ectodermalen Ursprungs sein, wie es auch sehr plausibel ist, ohne dass sich freilich für diese Auffassung aus der Darstellung Kaiser's bisher genügende Gründe erkennen liessen. Die eigentliche Leibesmuskulatur, die Keimdrüsen und die Leitungsorgane des Genitalapparates entstehen nach Kaiser aus dem Entoderm. Leuckart hatte von einem Mesoderm gesprochen, welches sich in eine äussere und innere Lage spaltet, doch wird auf diese Angabe vorläufig von Kaiser nicht Rücksicht genommen. Wiederum sind es Lagen von Kernen, die sich von der centralen Masse loslösen, um zu neuen Bildungen Anlass zu geben. Es lassen sich drei Schichten solcher Kerne infolge ihrer etwas verschiedenen Gestaltung unterscheiden. Die beiden äusseren derselben rücken bald an die Körperwand und liefern hier nach mannigfachen Umwandlungen die Rings- und Längsmuskulatur des Körpers.

Hinter dem Rüssel in der Nähe des Ganglions finden sich Kerne in bestimmter Anordnung, deren Ursprung genauer zu kennen von Wichtigkeit wäre, da aus ihnen die Rüsseltasche sowie die Retractoren und anderen Rüsselmuskeln hervorgehen, also Gebilde, welche wohl dem inneren Blatt des Mesoderms zuzuschreiben wären, falls ein solches existirt.

In recht eigenthümlicher Weise verläuft die Bildung der Genitalorgane. Hinter der Rüsseltasche erscheint eine prismatische Protoplasmamasse, von deren Rändern vier dünne Blätter ausgehen, welche den Leibesraum in vier Sectoren theilen. Man wird durch diese Darstellung unwillkürlich an Mesenterien erinnert, welche die Anlage der Genitalanlage mit der Körperwand verbinden, und möchte dabei an die Verhältnisse denken, wie sie nach Vejdovsky bei den Gordiiden obwalten sollen. Beim Weibchen vereinigen sich im dorsalen und ventralen Sector die Blätter zur Bildung des Ligaments, beim Männchen gehen die Blätter des einen Sectors zu Grunde. Die Keimdrüsen selbst entstehen aus jener axialen Plasmamasse. Die obenerwähnte Aehnlichkeit der dünnen Blätter mit Mesenterien wird, soviel aus den kurzen Angaben Kaiser's zu ersehen ist, dadurch noch erhöht, dass die beiden lateralen Sectoren mit einer zelligen Masse erfüllt sind, welche aber später rückgebildet wird und dadurch die Leibeshöhle entstehen lässt. Tritt dann, wenn wir die Angaben Kaiser's recht verstehen, dorsal und ventral eine Vereinigung zweier Blätter ein, so wäre die Aehnlichkeit mit Mesenterien wirklich eine grosse. Die Blätter können ja wohl nur von jener obenerwähnten dritten, inneren Schicht abstammen, die sich gelegentlich der Bildung der Körpermuskulatur von der centralen Masse abhob. Die beiden äusseren Schichten würden sich also der Körperwand anlegen, während die innere Schicht vielleicht die Bildung jener inneren Organe, der Rüsselscheide und des Ligaments übernehme, in ähnlicher Weise, wie diess von Leuckart dargestellt wurde. So wenigstens möchten wir die Angaben Kaiser's zu deuten suchen, so lange eingehendere Darstellungen dieses Forschers fehlen.

Bezüglich der Entstehung der Genitalorgane, besonders des umfangreichen Leitungsapparates verweisen wir auf die Mittheilung Kaiser's oder noch besser auf die zu erwartende ausführliche Arbeit, da aus der ersteren nicht zu ersehen ist, welchen Ursprungs in letzter Instanz diejenigen Elemente sind, die den Genitalapparat aufbauen.

Der Echinorhynchus, welcher im Körper des Zwischenwirthes im Allgemeinen bereits die Gestaltung des ausgebildeten Wurmes erlangte, wird erst fortpflanzungsfähig, wenn das ihn beherbergende Thier von einem andern aufgenommen wird, welches ihm als definitiver Wirth zu dienen geeignet ist, also beispielsweise der Gammarus von einem Süsswasserfisch oder von einer Ente, wenn es sich um Ech. polymorphus handelt.

Litteratur.

1. **Greeff, R.** *Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte von Echinorhynchus miliarius (E. polymorphus). Arch. f. Naturgesch. 33. Bd. 1864.*
2. **Kaiser, J.** *Ueber die Entwicklung des Echinorhynchus gigas. Zool. Anz. 10. Bd. 1887.*
3. **Köhler, R.** *Documents pour servir à l'histoire des Echinorhynques. Journal de l'anat. et de la physiol. Vol. 23. 1887.*
4. **Leuckart, R.** *Die Parasiten des Menschen etc. 2. Bd. Leipzig. 1876.*
5. **Mégnin, P.** *Recherches sur l'organisation et le développement des Echinorhynques. Bull. Soc. Zool. de France. Vol. 7. 1882.*
6. **Säfftigen, A.** *Zur Organisation der Echinorhynchen. Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885.*

IX. Capitel.

ROTATORIEN.

Die Rotatorien verhalten sich in Bezug auf ihre Fortpflanzung sehr eigenthümlich. Dreierlei verschiedene Eier können bei ihnen auftreten. Einmal dünnschalige Sommereier, die sich parthenogenetisch zu Weibchen entwickeln, sodann diesen gleichartige, aber nur halb so grosse Eier, aus denen die einfach organisirten Männchen hervorgehen, und schliesslich noch dickschalige Winter- oder Dauereier, welche der Befruchtung bedürfen, wie es scheint. Die Eier werden entweder frei ins Wasser abgelegt oder am Körper der Weibchen festgekittet. Die Entwicklung der dünnschaligen Eier verläuft bei manchen Formen schon innerhalb des mütterlichen Körpers, die der Dauereier erfolgt erst längere Zeit nach der Ablage.

Der Furchung geht die Ausstossung der Richtungskörper voraus. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier produciren nach Weismann und Ishikawa nur einen Richtungskörper. — Ueber die Entwicklung der Räderthiere ist noch wenig bekannt. Die Hauptdarstellungen rühren von Salensky, Joliet und Tessin her; sie weisen aber noch vielfache Lücken auf. Wir halten uns bei unserer Schilderung besonders an die letztere Arbeit, welche sich hauptsächlich mit der Entwicklung von Eosphora digitata beschäftigt.

Die Furchung ist von Anfang an eine inäquale (Tessin Joliet). Im Stadium von 4 Blastomeren unterscheidet man eine grössere und 3 kleinere Zellen (Fig. 115 *A*). Zur Zeit, wenn die letzteren sich in 6 theilen, erfolgt von der grossen Furchungskugel aus die Abschnürung eines neuen Theilstücks, und wenn sich an den ursprünglich entstandenen Zellen diejenigen schon differenziren, welche späterhin das Mesoderm liefern, dann findet noch immer eine Theilung der grossen Furchungskugel statt (Fig. 115 *B*). Was nun von ihr als ziemlich umfangreicher Rest zurückbleibt, stellt die Anlage des Entoderms dar, denn es wird später von den übrigen Zellen umwachsen. Die kleineren Furchungskugeln aber, die sich jetzt fortgesetzt theilen, sind als Ectoderm und Mesoderm zu betrachten.

Besonders auffällig ist die Angabe, dass das Mesoderm (in Form dreier dunkel granulirten Zellen) durch Theilung der zuerst entstandenen kleineren Blastomeren entsteht, und dass es noch mit dem Ectoderm vereinigt bleibt, während sich auch nach seiner Differenzirung noch immer Ectodermelemente von der grossen Furchungskugel abtrennen. Nach O. Zacharias soll übrigens

das Mesoderm direct von der grossen Furchungskugel aus geliefert werden, was im Allgemeinen mehr der gewöhnlichen Bildungsweise des Mesoderms entspricht, aber freilich in dem vorliegenden Falle nicht recht fest zu stehen scheint. Einen Vergleich mit den Anneliden, wie man ihn wegen der Beziehungen der Rotatorien zu diesen Formen vielleicht erwarten sollte, lassen die bisher bekannten Bildungsverhältnisse des Mesoderms nicht zu.

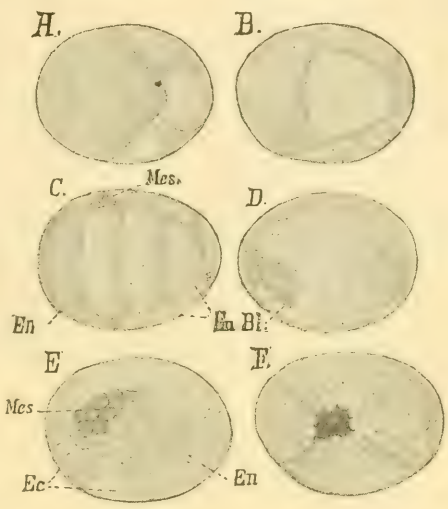


Fig. 115. *A*—*F* Entwicklungsstadien von Eosphora digitata (nach Tessin).

A—*C* Furchungsstadien, *D* Epibolische Gastrula. Die grossen Blastomeren sind bereits völlig umwachsen, die Mesodermzellen liegen am Blastoporus; *E* die Mesodermzellen sind ins Innere gerückt, eine Einstülpung des Ectoderms folgt ihnen. Die Entodermzellen haben sich vermehrt. *F* Embryo, an dem Kopf-, Schwanz- und Seitenlappen zu erkennen.

Bl Blastoporus, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Mes* Mesoderm.

Die drei Mesodermzellen liegen an der späteren Rückenseite des Embryos (Fig. 115 *C*). Mit der fortschreitenden Theilung der Ectodermzellen und der beginnenden Umwachsung der grossen Furchungskugel durch dieselben werden die Mesodermzellen mehr nach vorn geschoben (Fig. 115 *D*). Ihre Zahl hat sich unterdessen verdoppelt. — Noch bevor die Bildung der epibolischen Gastrula vollendet ist, theilt sich auch die ins Innere aufgenommene Entodermzelle. Infolge des Vorwachsens des Ectoderms werden nunmehr die Mesodermzellen ins Innere gedrängt, und die Einstülpung von Ectodermzellen, welche ihnen folgt (Fig. 115 *D* u. *E*), liefert später das Räderorgan und den Schlund.

Die äussere Gestalt des Embryos bildet sich jetzt in der Weise um, dass sich eine vordere und hintere, sowie zwei seitliche Ausbuchtungen an ihm unterscheiden lassen (Salensky, Tessin). An der Fläche, welche den Blastoporus trägt, sieht man diese Körpergegenden durch leichte Furchen von einander getrennt (Fig. 115 *F*). Die hintere dieser Ausbuchtungen schlägt sich nach vorn um, und indem sie weiter vorwächst, bildet sie den Fuss (oder Schwanzanhang) des Räderthiers.

Die vordere und die seitlichen Ausbuchtungen (Kopf- und Seitenlappen) sucht Tessin auf die lappenartigen Fortsätze der Turbellarien — und besonders der Stylochuslarve zu beziehen. Da die Räderthiere kein eigentliches Larvenstadium durchlaufen, so würden die Lappenfortsätze rudimentär geworden sein. Im weiteren Verlauf der Entwicklung gleichen sich die Kopf- und Seitenlappen wieder aus und sind nicht mehr als besondere Bildungen zu erkennen.

Ueber das Zustandekommen der inneren Organe weiss auch Tessin wenig sichere Auskunft zu geben. Dass er das Räderorgan und den vor-

dersten Theil des Darmcanals von einer Ectodermeinstülpung herleitet, erwähnten wir schon oben. Dagegen tritt er den Salensky'schen Befunden entgegen, indem er den mit Kiefern versehenen Kaumagen (Schlundkopf) vom Entoderm aus entstehen lässt; Salensky hält diesen Theil für ectodermalen Ursprungs. Nach Tessin würde der bei Weitem grösste Theil des Darms (sammt seinen Anhangsdrüsen) aus dem Entoderm hervorgehen, denn dieses reicht sehr weit nach hinten; es soll sogar einen Fortsatz in den Schwanzanhang senden. Der Enddarm entsteht durch eine Einstülpung des Ectoderms (Salensky, Joliet).

Das weitere Schicksal der Mesodermanlage ist Tessin dunkel geblieben. Die Angaben über die Entstehung des Nervensystems und der Genitalorgane sind zu zweifelhafter Natur, als dass wir auf sie eingehen möchten. Ueber die Bildung der Excretionsorgane ist noch nichts bekannt.

Die Entwicklung der bekanntlich sehr einfach gebauten Männchen von Brachionus urceolaris verläuft nach Salensky in entsprechender Weise wie bei den Weibchen. Erst wenn das Räderorgan und der Fuss bereits gebildet sind, treten die Rückbildungen ein, welche die unvollkommene Gestaltung des Männchens bedingen. —

Allgemeines. Ueber die zweifelhafte Stellung der Rotatorien im System giebt uns ihre Entwicklung bis jetzt noch keine Auskunft. Solche Formen wie die von Semper auf den Philippinen gefundene Trocho-

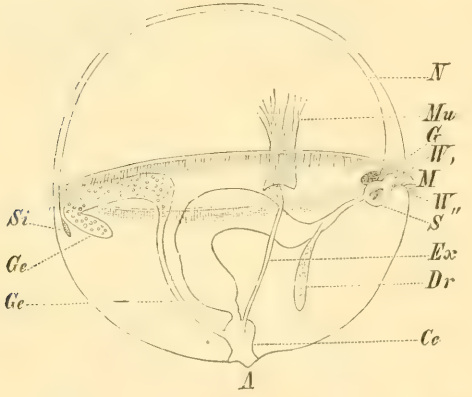


Fig. 116. Trochosphaera aequatorialis (nach Semper).

Ce Cloake, *Dr* Anhangsdrüsen am Vorderdarm, *Ex* Ausführungsgang der Excretionsorgane, *G* Gehirn, *Ge* weibliche Geschlechtsorgane mit Ausführungsgang, *M* Mund, *Mu* Muskulatur, *N* Nerv, der vom Gehirn ausgeht, *S* Schlund, *Si* Sinnesorgan, *W'* präoraler, *W''* postoraler Wimperkranz.

sphaera aequatorialis (Fig. 116) weisen mit beinahe zwingender Nothwendigkeit auf Beziehungen zu den Trochophoralarven der Anneliden hin (vgl. pag. 175). Wie diese besitzt Trochosphaera einen geschlossenen präoralen und die Andeutung eines postoralen Wimperkranzes. Beide sind auch am Räderorgan anderer Rotatorien nachzuweisen, deren Gestaltung eine von der Trochophora abweichende ist. Der Verlauf des Darms ist ein ähnlicher wie bei der Anneliden-Trochophora. Der Bau des Excretionssystems spricht ebenfalls für eine Verwandtschaft mit Trochophora-ähnlichen Formen. Die Excretionscanäle der Rotatorien beginnen mit blindgeschlossenen Wimpertrichtern in der Leibeshöhle und, Gleiches soll auch bei der Trochophora der Fall sein. Es sind bei den Rotatorien zwei Stämme des Excretionssystems vorhanden, welche bei den mit den Rotatorien verwandten Gastrotrichen durch zwei ventrale Oeffnungen nach aussen münden (Zelinka, No. 12), so dass dieses Organ dadurch noch mehr Aehnlichkeit mit der sog. Kopfniere, dem Excretionssystem der Trochophora ge-

winnt, denn auch die beiden Kopfnieren münden direct und getrennt von einander nach aussen (vgl. pag. 175). Die Uebereinstimmung der Rotatorien mit der Trochophora wurde besonders von Hatschek vertreten (No. 1), dem sich neuere Bearbeiter der Rotatorien wie Plate und Zelinka in der Hauptsache anschliessen (No. 3, 4, 11 u. 12).

Gegen die soeben kurz angedeuteten Beziehungen der Rotatorien zu den Anneliden oder deren Stammform wendet sich Tessin, weil ihm infolge der Entstehung des Räderorgans aus der Mundeinstülpung und der Lage des Gehirns ausserhalb des vom Räderorgan umzogenen Gebiets eine Vergleichung des Räderorgans mit den Wimperringen der Trochophoralarve nicht zulässig scheint. Tessin sucht eher Beziehungen zu den Turbellarien, veranlasst durch die Lappenbildungen am Embryo. Hinfällig dürfte sein Vergleich des Schwanzanhangs der Rotatorien mit dem Postabdomen der Crustaceen sein, welchen er darauf stützt, dass sich ein Fortsatz des Entoderms in den Schwanz erstrecken soll. Diess weist vielleicht darauf hin, dass den Rotatorien die Tendenz zukommt, sich mehr in die Länge zu strecken. Wir möchten hier an das Auswachsen der Trochophoralarve in den Wurm erinnern. — Beziehungen der Rotatorien zu den Arthropoden sind übrigens auch in Formen wie Hexarthra polyphera gefunden worden, worauf neuerdings von Plate (No. 4) hingewiesen wird. Dieses merkwürdige von Schmarda entdeckte Räderthier besitzt an der Bauchseite drei Paare mit Borsten besetzter beweglicher Anhänge, welche wie Extremitäten erscheinen und ihm beinahe das Aussehen eines Nauplius verleihen. Bei den engen Beziehungen der Rotatorien zu der Trochophora wird man hierbei gewiss nicht an eine Ableitung der Rotatorien von den Arthropoden und speciell Crustaceen denken, wohl aber ist es von Interesse zu sehen, wie Trochophora-ähnliche Wesen sich nach der Richtung des Arthropoden-Typus verändern können, sei es auch nur in ihrer äusseren Gestaltung.

Noch weniger berechtigt als eine directe Vergleichung des Schwanzanhanges (Fusses) der Rotatorien mit dem Abdomen der Crustaceen ist eine solche mit dem Fuss der Mollusken, wie sie von verschiedener Seite versucht wurde, hauptsächlich basirend auf die Lage beider Organe zwischen Mund und After, welche besonders an Embryonen und Larven deutlich zum Ausdruck kommt.

Litteratur.

1. **Hatschek, B.** *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878.*
2. **Joliet, L.** *Monographie des Mélicertes. Arch. Zool. exp. et gén. 2e sér. T. 1. 1883.*
3. **Plate, L.** *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. 19. Bd. 1886.*
4. **Plate, L.** *Ueber die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1889.*
5. **Salensky, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Brachionus urceolaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*
6. **Schmarda, L.** *Zur Naturgeschichte Aegyptens. Denksch. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Klasse. 7. Bd. 1854.*
7. **Semper, C.** *Zoologische Aphorismen. Trochosphaera aequatorialis, das Kugelräderthier der Philippinen. Ebenda. 22. Bd. 1872.*
8. **Tessin, G.** *Ueber Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Ebenda. 44. Bd. 1886.*
9. **Weismann u. Ischikawa.** *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Ber. der Naturf. Gesellsch. Freiburg i. Br. 3. Bd. 1887.*
10. **Zacharias, O.** *Ueber Fortpflanzung von Rotifer vulgaris. Zeitschr. wiss. Zool. — 41. Bd. 1885.*
11. **Zelinka, C.** *Studien über Räderthiere II. Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*
12. **Zelinka, C.** *Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1889.*

X. Capitel.

ANNELIDEN.

I. Chätopoden und Archiannelliden.

Die beiden Haupt-Abtheilungen der Chätopoden verhalten sich verschieden bezüglich ihrer Entwicklung, insofern dieselbe bei den Polychäten im Allgemeinen eine indirecte, durch frei schwärmende Larven vermittelte ist, während sie bei den Oligochäten bedeutend abgekürzt erscheint, und freie Larvenformen hier fehlen. Wie die Polychäten verhalten sich auch die Archianneliden.

1. Entwicklung durch frei schwärmende Larven.

(Polychäten und Archianneliden.)

Im Allgemeinen entwickeln sich die Polychäten aus frei schwärmenden, mit Wimperkränzen versehenen Larven. Nur wenige Formen bringen lebendige Junge hervor. So ist es der Fall bei Eunice sanguinea, Syllis vivipara und bei einem Cirratulus, bei denen sich die Eier entweder in der Leibeshöhle oder in der Höhlung eines zum Uterus gewordenen Segmentalorgans entwickeln. Auch eine Art von Brutpflege findet bei manchen Formen statt, indem sich z. B. bei Autolytus cornutus durch Auftreibung der Körperhaut an der Bauchfläche ein umfangreicher Sack ausbildet, in welchem die Eier zur Entwicklung gelangen. Polynoë cirrata führt die Eier zu einer gemeinsamen Masse verklebt auf der Rückenfläche unter den Rückenschuppen mit sich. Aehnlich verhält sich Grubea limbata, bei deren Weibchen zur Zeit der Geschlechtsreife der ganze Rücken dicht mit Eiern besetzt erscheint, während Exogone gemmifera und Sphaerosyllis pirifera ihre Eier an der Bauchseite, nämlich an den ventralen Cirren tragen (Viguier, No. 46). Bei Spirorbis Pagenstecheri erweitert sich der Tentakel, welcher den Deckel der Röhre trägt, und dient so als Brutraum, bei Spirorbis spirillum hingegen werden die Eier in das Innere der Röhre abgelegt und finden sich hier zwischen ihr und der Körperwand. Aehnlich verhält sich die Brutpflege in der Gattung Capitella, bei welcher man die Eier mosaikartig an der Innenfläche der Röhre festgeklebt findet. Andere Röhrenwürmer befestigen die Eier aussen an ihrem Gehäuse; so bilden die von schleimiger Masse umhüllten Eier bei Sabella lucullaria einen dicken Ring um die Wohnröhre des Mutterthiers. Manche Polychäten setzen ihren Laich

in Form grosser gallertiger Packete oder Klumpen ab (Aricia, Psygmobranchus), andere entlassen die Eier ohne weiteren Schutz als die Eihaut ins Seewasser (Eupomatus, Pomatoceros u. a., so auch Polygordius). Bei solchen Formen liess sich die künstliche Befruchtung mit Erfolg anwenden.

Die Furchung ist eine inäquale, kann aber bei einigen Formen dem äqualen Typus sehr nahe kommen (Pomatoceros nach v. Drasche). In letzterem Falle liefert sie eine Cöloblastula, deren Entodermtheil sich schon durch stärkere Verdickung auszeichnen kann (Sabellaria, Aricia), oder es bildet sich eine epibolische Gastrula (Nereis, Psygmobranchus). Die Polychäten, welche nach dieser Richtung durch Hatschek, Goette, v. Drasche, Salensky und andere Forscher untersucht wurden, bieten alle Uebergänge zwischen den verschiedenen Furchungstypen, und dementsprechend bewegt sich auch die Form der Gastrula zwischen einer typischen Invagination bis zu einer epibolischen

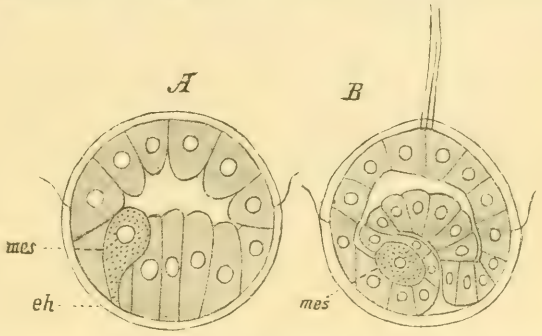


Fig. 117. *A* und *B* Blastula und Gastrulastadium von Eupomatus uncinatus (nach Hatschek).

eh Eihaut, *mes* die eine der beiden Mesodermzellen.

Gastrula. Bei Terebella Meckelii z. B. finden wir eine Blastula mit einseitig verdickter Wand, deren Höhlung alsbald von den eindrängenden Makromeren erfüllt wird, so dass wir nunmehr eine sog. Sterrogastrula vor uns haben (Salensky).

Um ein Beispiel von der **Embryonalentwicklung** eines Polychäten zu geben, greifen wir die von Eupomatus (nach Hatschek) heraus. Das kugelförmige Ei wird durch die ersten beiden meridionalen und die folgende äquatoriale Theilebene in 8 Blastomeren von ziemlich gleichem Umfang zerlegt. Bald aber verlaufen die Theilungen am animalen Pol rascher als am vegetativen, und so bleiben die Blastomeren am letzteren umfangreicher. Es resultirt eine Blastula, an welcher schon die Zellen differenzirt erscheinen, aus denen die drei Keimblätter hervorgehen (Fig. 117 *A*). Die obere aus kleineren Zellen bestehende Halbkugel liefert das Ectoderm, die untere zum grössten Theil das Entoderm, doch haben sich hier schon früh zwei Zellen von den übrigen dadurch ausgezeichnet, dass sie eine mehr sphärische Form annehmen; sie liefern das Mesoderm und werden von Hatschek als Urmesodermzellen bezeichnet (Fig. 117). Die Gegend, wo sie liegen, entspricht dem analen Ende der Larve. Schon auf diesem Stadium tritt ein zarter äquatorialer Wimperkranz auf, der spätere präorale Wimperkranz der Larve. Bald nachher kommt der Wimperschopf am Scheitel der Larve zum Vorschein (Fig. 117 *B*). Die Wimpern durchbohren die Eihaut, welche demnach wohl aus einer weichen Masse besteht.

Das fernere Verhalten der Eihaut ist insofern eigenthümlicher Natur, als sie nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener Autoren vorläufig

erhalten bleibt, mit dem Wachsthum der Larve ebenfalls an Umfang zunimmt und sich so zu einer provisorischen Cuticula-ähnlichen Hülle gestaltet, (Hatschek No. 20), die wohl später vom Ectoderm aus durch die definitive Cuticula ersetzt wird. So geht hier der Embryo direct in die Larve über.

Nunmehr stülpt sich der Entodermtheil der Blastula ein. Zugleich sind die beiden Urmesodermzellen ins Innere gerückt, indem sie sich aus dem Zusammenhang der übrigen Zellen lösten. In den seitlichen Ansichten der Fig. 117 *A* u. *B* ist immer nur eine der beiden Zellen zu erkennen. Es sei gleich hier erwähnt, dass sie sich später theilen (Fig. 118). Von den neu entstandenen Zellen unterscheiden sich die beiden Stammzellen noch immer durch ihren grösseren Umfang. Hatschek nennt sie die beiden Polzellen des Mesoderms. Sie liegen am Ende der beiden durch die Zellvermehrung gebildeten Mesodermstreifen. — In der weiteren Entwicklung der Larve krümmt sich der Darm nach der analen Seite zu, um in späteren Stadien der Entwicklung mit der anfangs wenig umfangreichen Einsenkung des Ectoderms zu verschmelzen, welche den Enddarm und After liefert (Fig. 118). Schon einige Zeit vor Ablauf dieser Vorgänge hatte sich der Blastoporus bedeutend verengert. Er bildete einen Spalt, der sich (von hinten nach vorn) schloss und nur noch vorn eine kleine Oeffnung übrig liess. An diesem letzten Rest des Blastoporus senkt sich das Ectoderm ins Innere ein und bildet den Oesophagus. Darauf folgt als eine Erweiterung der Magen der Larve und auf diesen der Dünn- und Enddarm (Fig. 118 *B*).

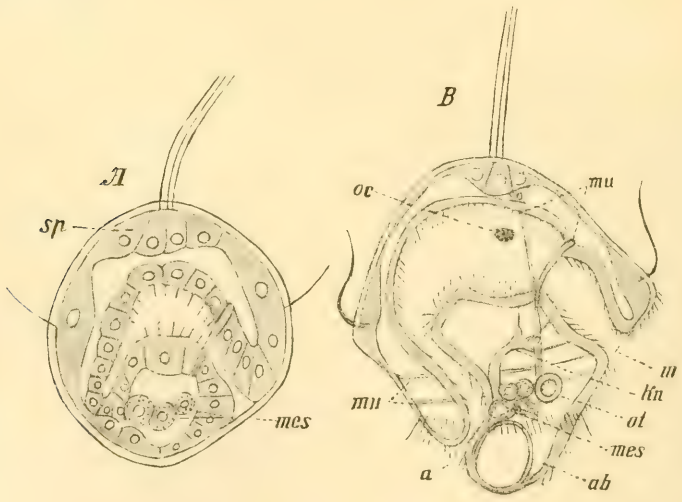


Fig. 118. *A* und *B* Trochophora von Eupomatus uncinatus in jüngerem und älterem Entwicklungsstadium (nach Hatschek).

a Afteröffnung, *ab* Analblase, *kn* Kopfniere, *m* Mundöffnung, *mes* Mesodermstreifen, *mu* Muskeln, *oc* Augenfleck, *ot* Hörbläschen, *sp* Scheitelplatte.

Weniger einfach vollzieht sich die Bildung des Darmes in den Fällen, wenn die Gastrulation eine epibolische war und das Entoderm zunächst eine compacte Masse von Zellen darstellt. Erst ganz allmählich gestaltet sich dann die Darmwand, löst sich von der centralen Dottermasse ab und ver-

bindet sich endlich im Vorder- und Enddarm mit dem Ectoderm (vgl. die Figuren 128 *A* und *B*, pag. 185 von Psygmobranchus).

Trochophora. Schon während der Gastrulation erhoben sich die Embryonen vom Grunde und begaben sich mit Hilfe ihres Flimmerapparates an die Oberfläche des Wassers. Zugleich mit den geschilderten inneren Veränderungen haben sich auch solche am äusseren Körper vollzogen, der sich in seinem oberen Theil glockenförmig gestaltete, während der untere Abschnitt mehr konisch zuläuft (Fig. 118 *B* u. 119). Um die weiteste Peripherie zieht sich der vor dem Mund gelegene Wimperkranz. Damit ist das von Ray Lancester als Trochosphaera, mit Hatschek jetzt aber wohl allgemein als Trochophora bezeichnete Larvenstadium erreicht. Ausser den schon erwähnten Organen: Wimperkranz. Darm- und Mesodermstreifen fallen an der Trochophora noch weitere ins Auge. Eine Ectodermverdickung am oberen Pol, welche den Wimperschopf trägt, falls ein solcher vorhanden ist, bezeichnet man als Scheitelplatte; sie stellt die Anlage des oberen Schlundganglions dar (Fig. 118 u. 119). Eine ähnliche Verdickung bilden auch die Zellen

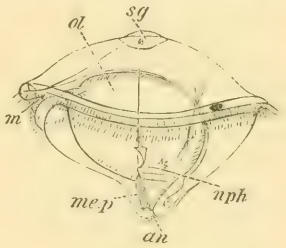


Fig. 119. Larve von Polygordius (nach Hatschek aus Balfour's Handbuch).

an Afteröffnung, *m* Mundöffnung, *me.p* Mesodermstreifen, *nph* Kopfniere, *ol* Magen, *sg* Scheitelplatte.

des präoralen Wimperkranzes. Dieselben können aus mehreren auf einander folgenden Zellenreifen bestehen, und zwischen oder unter sie lagert sich ein Ring feiner Nervenfasern, der mit Ganglienzellen in Verbindung steht und von seinem Entdecker Kleinenberg als Centralnervensystem der Larve gedeutet wird. An der Basis der Wimperzellen liegt nach Kleinenberg auch ein Ring von Muskelzellen, der, wie der Wimperkranz selbst, bei der Bewegung der Larve zur Verwendung kommt. Ausserdem durchziehen noch verschiedene Muskelfäden das Innere des Körpers: so verlaufen einige von der Scheitelplatte nach dem Magen hin, andre finden sich im unteren Theil des Körpers, und einer umschliesst den Darm, da wo der Magen mit dem Oesophagus zusammenhängt (Fig. 118 *B*). Diese Muskelzellen haben sich von den Mesodermstreifen abgelöst (Hatschek). Von letzteren aus entsteht auch die sog. Kopfniere, das paarige Excretionsorgan, und zwar aus wenigen neben der Polzelle gelegenen Zellen, die sich stark in die Länge strecken und aushöhlen. Dann reicht die Kopfniere von den Polzellen, also von der Nähe des Afters aus bis zum Oesophagus (Fig. 118 *B*, *kn*). Sie besteht aus einem wimpernden Canal, der sich verzweigen kann (so bei Polygordius), und einer oder mehreren trichterförmigen Endigungen (Fig. 119 *nph* u. 120 *kn*). Diese münden nicht frei in das Blastocöl, sondern sollen blind geschlossen sein (Fraipont) und in dieser Beziehung also mehr dem Excretionssystem der Plathelminthen und Rotatorien gleichen. Die Stelle, wo sich jede der beiden Kopfnieren nach aussen öffnet, ist aus den Figuren 120 *A* u. *B* ersichtlich.

Von Ectodermgebilden sind als wichtig an der Larve noch hervorzuheben, einmal der Augenfleck, aus einer Pigmentanhäufung be-

stehend, welche bei der Eupomatuslarve in einer Zelle der Scheitelgegend und zwar asymmetrisch an der rechten Seite gelegen ist (Fig. 118 *B*, *oc*). Sinnesorgane stellen auch die beiden Ectodermbläschen dar, welche symmetrisch am hinteren Abschnitt des Körpers aus je einer Ectodermzelle entstehen (Hatschek). Sie sind mit feinen starren Härchen versehen, die in ihr Lumen hineinragen, und stark lichtbrechende Concremente finden sich im Innern. Dadurch geben sie sich als Otolithenbläschen zu erkennen (Fig. 118 *B*, *ot*). — Die weite Blase, welche man in der Fig. 118 *B* am hinteren Ende der Larve gelegen sieht, entsteht durch Erweiterung einer Ectodermzelle. Eine wichtige Bedeutung scheint dieser Analblase nicht zuzukommen. — Bei Eupomatus entwickelt sich am hinteren Körperabschnitt noch ein perianaler Wimperkranz (Fig. 118 *B*), der vielen anderen Annelidenlarven fehlt. Ausserdem kommt an der Ventralseite eine vom Mund aus nach hinten ziehende Bewimperung hinzu, die adorale Wimperzone (Fig. 118 *B* u. 128 *A*, pag. 185).

Die Umwandlung der Trochophoralarve in den ausgebildeten Wurm verfolgen wir an Polygordius, bei welcher Form sie in besonders klarer Weise verläuft. Die Polygordiuslarve wurde von Lovén zuerst aufgefunden und für die eines borstentragenden Wurms gehalten. Ant. Schneider wies nach, dass die Lovén'sche Larve zu Polygordius gehört. Sie hat die Form einer typischen Trochophora (Fig. 119). Der Wimperapparat, welcher die weiteste Peripherie der Larve umzieht, setzt sich aus einem vor und einem hinter dem Mund gelegenen Reifen zusammen. Der präorale Reifen besteht aus einer doppelten, der postorale aus einer einfachen Reihe von Wimpern. Ein dritter, der perianale Wimperkranz, der aber erst in späteren Stadien der Entwicklung zur Ausbildung gelangt, tritt am hinteren Ende der Larve auf (Fig. 120 *B*). Die besonders von Hatschek in eingehender Weise studirte Entwicklung der Trochophora zum fertigen Wurm besteht vor Allem in einem Auswachsen ihres hinteren Körperabschnittes und allmählicher Reduction des vorderen Körpertheils.

Zunächst macht sich an der Larve eine Segmentirung bemerkbar (Fig. 120 *A*), die in einer auffallenden Veränderung der beiden Mesodermstreifen beruht. Die Mesodermstreifen, welche anfangs nur aus wenigen Zellen bestanden, sind durch rege Zellvermehrung weit ansehnlicher geworden. Jeder von ihnen sondert sich in zwei Zellschichten (Fig 133 *A—C*, pag. 192) und verbreitert sich gegen die Bauch- und Rückenlinie zu. Sodann tritt von vornher eine Gliederung an ihnen auf (Fig. 120 *A*), und zugleich heben sich die beiden Blätter des Streifens von einander ab, indem in jedem Glied eine Höhlung entsteht. So kommen die Ursegmente zu Stande, deren Aussen- und Innenwand in jedem Segment des Wurmes zum somatischen und splanchnischen Blatt des Mesoderms wird und deren aneinander stossende Wände die Segmentabgrenzungen (Dissepimente) des Wurmkörpers bilden [1]). Da zu jedem Segment desselben zwei Ursegmente gehören, so stossen diese in der Mittellinie der Bauch- und Rückenfläche zusammen und bilden dort ein ventrales und dorsales Mesenterium (Fig 133 *C*, pag. 192). In den Figuren 120 *A* u. *B*, den seitlichen Ansichten der Larven, erkennt man die Ursegmente bereits in Form einer inneren Gliederung der Larve. Die vordersten Ursegmente sind die ältesten, die hinteren jünger. Man sieht den

[1]) Diese Verhältnisse finden eine eingehendere Darstellung bei Besprechung der Leibeshöhlenbildung (vgl. pag. 192).

Körper bereits bedeutend nach hinten auswachsen, ohne dass der Kopfabschnitt vorläufig an Umfang verliert. An ihm treten auf der Scheitelplatte die beiden jetzt noch sehr kleinen, bewimperten Tentakel auf (Fig. 120 *B*). Der anfangs sackförmige Mitteldarm hat sich mit dem Körper in die Länge gestreckt und ist nunmehr cylindrisch geformt. Ganz am Hinterende des Körpers, kurz vor dem After, erscheint der hintere Wimperkranz (Fig. 120 *B*).

Während der hintere Körpertheil der Larve immer mehr aus der früher konischen in die cylindrische Form übergeht, erreicht der Kopfabschnitt erst seinen grössten Umfang, der dann aber bald zurückgeht. Die Umwandlung der umfangreichen Kopfblase zu dem schlanken Kopfzapfen des Wurmes ist bedingt durch die Verdickung und das kegelförmige Auswachsen der Scheitelplatte (Fig. 121 *A*), sowie durch die Zusammenziehung der Wand des Kopfes überhaupt. Die vorher flachen Zellen verdicken sich bedeutend, wodurch der Umfang des ganzen Kopfes verringert wird. Derselbe ist gegenüber dem Rumpf nur noch wenig umfangreich. Die Scheitelplatte ist kegelförmig vorgewachsen. Die Augen treten deutlicher hervor als bei der Larve. Im Rumpf haben die Ursegmente an Zahl zugenommen und die Gliederung des Körpers noch deutlicher zum Ausdruck gebracht, indem sie sich mehr ausweiteten und sich der Darm- sowie Körperwand dichter anlegten. Am hinteren Rumpfabschnitt sind sie noch weniger deutlich ausgeprägt. Weit mehr ist diess bereits der Fall in dem letzten Entwicklungsstadium (Fig. 121 *B*), welches wir zur Betrachtung heranziehen. Dort bringen auch die segment-

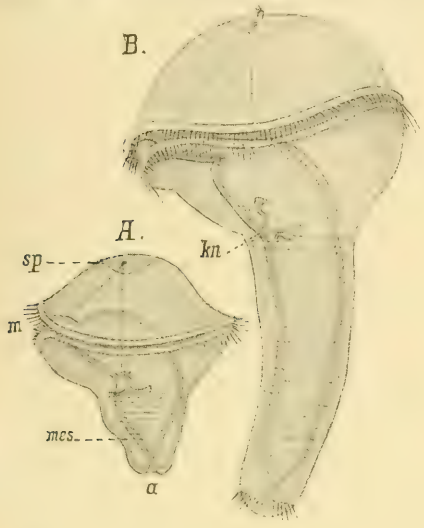


Fig. 120. *A* u. *B* Larven von Polygordius (nach Hatschek).
a After, *m* Mundöffnung, *kn* Kopfniere, *mes* Mesodermstreifen, *sp* Scheitelplatte.

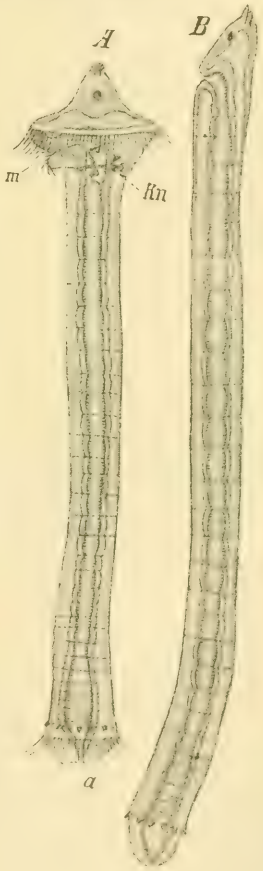


Fig. 121. *A* u. *B* Larven von Polygordius (nach Hatschek).
a After-, *m* Mundöffnung, *kn* Kopfniere.

weisen Einschnürungen des Darmes noch deutlicher die Gliederung zum Ausdruck. Die Kopfblase, sowie der Wimperapparat, ist in diesem Stadium schon ganz geschwunden, und wir haben bereits in den Hauptzügen den fertigen Wurm vor uns, wenn derselbe auch noch nicht seine völlige Ausbildung erreicht hat. Der Wurm giebt die Lebensweise der Larve auf, welche letztere lothrecht im Wasser schwebt, und bequemt sich einer kriechenden Fortbewegung an. Die Wärzchen, welche über den nun ebenfalls geschwundenen hinteren Wimperkranz auftreten (Fig. 121), dienen dem Wurm zum Anheften.

Die verschiedenen Larvenformen. Das Beispiel von Polygordius wurde gewählt, weil es in besonders instructiver Weise den Uebergang der Larve in den Wurm erkennen lässt, doch zeigt es insofern nicht das gewöhnliche Verhalten der Trochophoralarven, als deren vorderer glockenförmiger Theil in den meisten Fällen nicht so lange unverändert erhalten bleibt. Zumeist überwiegt er auch nicht in so bedeutendem Maasse über den Rumpf, sondern tritt bald gegen diesen zurück. Indem die typische Form der Trochophora bei manchen Larven nicht so stark zum Ausdruck kommt, dagegen die Segmentirung des Wurmkörpers schon früh an ihnen hervortritt, machen sich mannigfache Abweichungen von der Trochophoraform geltend. Die Annelidenlarven sind sehr verschieden gestaltet, indem sie zum Theil durch das frühzeitige Auftreten der Segmentirung auf phylogenetisch jüngerem Stadium sich befinden, als die Trochophora, zum andern Theil zwar auf gleicher Stufe mit ihr stehen, dann aber durch das Auftreten verschiedenartiger Locomotionsorgane und anderweitiger äusserer Gestaltsveränderungen modificirt sein können. Der Hauptunterschied der Larven liegt darin, ob sie segmentirt sind oder nicht, wobei die Segmentirung der ganzen Larve und nicht die erst bei der Verwandlung erworbene Gliederung des Rumpfabschnittes in Betracht kommt. Freilich wird auch dieser Unterschied nicht hoch anzuschlagen sein, indem die segmentirten Formen ontogenetisch ebenfalls ein ungegliedertes Stadium durchlaufen müssen. Gewöhnlich hat man die Annelidenlarven nach der Vertheilung ihrer Wimpern unterschieden, und zwar in Atrochae, wenn ein Wimperkranz fehlt, in Monotrochae mit einem präoralen Wimperkranz, zu welchem wie auch bei den Telotrochen ein direct hinter dem Mund gelegener postoraler Kranz hinzukommen kann, in Telotrochae mit einem vorderen und hinteren (perianalen) Wimperkranz, in Mesotrochae, bei denen der Wimperkranz in der Mitte des Körpers gelegen ist, und endlich in Polytrochae, welche eine grössere oder geringere Anzahl von Wimperkränzen besitzen und infolgedessen schon frühzeitig eine Gliederung des Körpers erkennen lassen. Die Wimperkränze der Polytrochae können entweder geschlossene Ringe oder nur Halbringe darstellen. Im letzteren Falle unterscheidet man wieder, je nach deren Lage an der Rücken- oder Bauchfläche, Nototrochae und Gasterotrochae. Von Amphitrochae spricht man dann, wenn dorsale und ventrale Halbringe mit einander abwechseln. Diese Eintheilung wurde von den verschiedenen Forschern zur Unterscheidung der Larven benutzt, doch heben Claparède und Metschnikoff, denen wir die eingehendste Kenntniss der Annelidenlarven verdanken, selbst hervor, wie die angeführten Merkmale keinen höheren morphologischen Werth besitzen, da in derselben Familie, ja in derselben Gattung Larven vorkommen, welche verschiedenen der genannten Typen angehören. Die Unterschiede in der Gestaltung sind jedenfalls auf Verschiedenheiten in der Lebens-

weise zurückzuführen. Abweichungen bezüglich der Ausbildung des Locomotionsapparates, d. h. also in der Vertheilung und Stärke der Bewimperung, werden sich leicht ergeben, wenn die Larven nahe verwandter Formen eine verschiedenartige Lebensweise annehmen, wie diess thatsächlich der Fall ist. Man kennt Terebellalarven (Terebella conchilega), welche den Nototrochen zugerechnet werden müssen, während andere Angehörige dieser Gattung der Wimperringe völlig entbehren (Terebella Meckelii). Die ersteren sind gute Schwimmer und leben pelagisch, die letzteren hingegen entfernen sich niemals weit von den Eierhaufen, aus denen sie hervorgingen, oder bilden sich sogar innerhalb von dessen Gallerte zum jungen Wurm aus.

Wichtig für die Auffassung der Annelidenlarven dürfte das Vorhandensein oder Fehlen des präoralen Wimperkranzes sein, weil (nach Kleinenberg) allein diesem ein Ringnerv zukommt, der allen sonst noch auftretenden Wimperkränzen, mit Ausnahme des zu ihm in inniger Beziehung stehenden sog. postoralen Wimperkranzes fehlen soll. Auch wo hintere Wimperkränze ohne das Vorhandensein eines vorderen auftreten, wie bei den Mesotrochen, soll denselben ein Ringnerv nicht zukommen. Doch sind diese Verhältnisse noch zu wenig untersucht, um auf sie eine Unterscheidung der Larven begründen zu können.

Aus der Menge der verschiedengestaltigen Annelidenlarven können hier nur einige der besonders characteristischen Formen herausgehoben werden. Betrachten wir zuerst die unsegmentirten Larven.

Die am einfachsten gestalteten Larven der Anneliden sind jedenfalls diejenigen, deren Körper mit einem gleichmässigen Wimperkleide bedeckt ist, und die höchstens am vorderen Körper einen zum Steuern dienenden Wimperschopf besitzen (Atrochae, Fig. 122 *A* u. *B*).

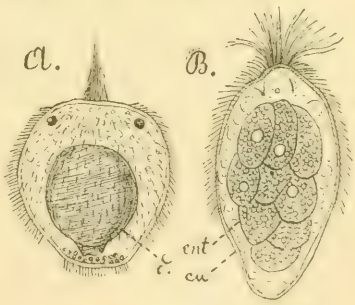


Fig. 122. *A* u. *B* Sog. atroche Annelidenlarven. *A* von Lumbriconereis (?) (nach Claparède und Metschnikoff). *B* Larve von Sternaspis scutata (nach Vejdovsky). *cu* Cuticula, *d* Darm, *ent* Entoderm.

Atroche Larven beschreiben Claparède und Metschnikoff von Lumbriconereis (?) und Vejdovsky von Sternaspis.[1]) Beide Larven sind anfangs kugelrund und strecken sich später in die Länge (Fig. 122 *B*). Die ersteren besitzen Augenflecke, welche den letzteren fehlen. Eine Differenzirung in der Bewimperung tritt allerdings auch bei diesen Larven schon ein, indem bei Lumbriconereis gegen das Vorder- und Hinterende des Körpers eine schmale Zone von Wimpern freibleibt und bei Sternaspis das ganze Hinterende unbewimpert ist (Fig. 122 *A* u. *B*). Im Innern erkennt man bei der ersteren Form die sackförmige Anlage des Verdauungstractus,

[1]) Sternaspis ist zu den Echiuriden in Beziehung gebracht worden, doch spricht sich bei dieser mit Borsten ausgerüsteten Form sowohl äusserlich am Körper, wie auch innerlich in Bezug auf die Anordnung der Muskulatur und Blutgefässe, eine so deutliche Segmentirung aus (Rietsch), dass diese allerdings recht abweichende Annelidengruppe doch den Chätopoden zugerechnet werden muss.

bei der letzteren dagegen nur eine aus grossen Entodermzellen gebildete compacte Masse. Jene geht dadurch ihrer weiteren Ausbildung entgegen, dass am Hinterende paarweise Borsten auftreten und dadurch die Segmentirung zum Ausdruck kommt. Gleichzeitig beginnt die Rückbildung der Wimperung. Bei Sternaspis verschwindet die gesammte Wimperung des Körpers, und die Larve lebt in diesem nackten Zustande noch eine Zeit lang, ohne dass die Gliederung des Körpers schon zu bemerken wäre. (Vejdovsky, Rietsch.) Ihre Weiterentwicklung wurde des Genaueren nicht verfolgt.

Ob man es bei den gleichmässig bewimperten Larven mit phylogenetisch älteren Stadien zu thun hat, als sie durch die Trochophora repräsentirt werden, ist schwer zu sagen. Die unvollständige Ausbildung des Darmkanals, zumal bei der Larve von Sternaspis und auch die weitere Entwicklung dieser Form lässt sie eher als abgeleitet erscheinen. Wenn sich bei Lumbriconereis in späteren Stadien die Wimpern in einer vorderen und hinteren Region anordnen, so ist diese Vertheilung allerdings eine zu wenig distincte, um sie auf den vorderen und hinteren Wimperkranz der Trochophora zu beziehen.

Obwohl wir keine Berechtigung haben, die betrachteten atrochen Larven als ursprüngliche Formen anzusehen, so scheint doch aus der Entwicklung eines anderen Anneliden zu folgen, dass die mit Wimperkränzen versehenen Larven das Folgestadium von atrochen Formen darstellen. Bei Terebella Meckelii, die von Milne Edwards, Claparède und Metschnikoff, sowie später von Salensky untersucht wurde, geht aus einer anfangs ziemlich gleichartig bewimperten Larve eine solche mit präoralem und perianalem Wimperkranz hervor, die sich im Wesentlichen auf dem Stadium der Trochophora befindet.

Die jungen Larven von Terebella Meckelii sind kugelrund, strecken sich dann ein wenig in die Länge und überziehen sich mit einer gleichmässigen Bewimperung, die nur den kleinen vor den Augen gelegenen Theil des Vorderkörpers frei lässt. Später werden sie birnförmig, und nun bedecken die Wimpern nur noch den umfangreichen vorderen Theil des Körpers, während der hintere von ihnen frei ist. Erst im weiteren Verlanf der Entwicklung tritt an ihm wieder ein perianaler Wimperreif auf. In diesem Stadium ähnelt sie der vorher beschriebenen Larve von Lumbriconereis. Allmählich beschränkt sich die Bewimperung auf einen präoralen und perianalen Wimperkranz, sowie eine ventrale Wimperrinne (Salensky). Zwar ist die äussere Form der Larve nicht diejenige einer typischen Trochophora, indem deren Glocke hier wenig umfangreich erscheint, doch hält uns nichts ab, sie mit einer solchen zu vergleichen, die bereits ihre Umwandlung in den Wurm beginnt. Vor dem Mund liegt der präorale Wimperkranz; der Darm hat die gewöhnliche Gestaltung; am hinteren Ende in der Umgebung des Afters findet sich der perianale Wimperkranz. — Ungefähr in der Mitte zwischen vorderem und hinterem Wimperkranz treten die Andeutungen der ersten beiden Segmente auf, denen nach hinten zu bald weitere folgen. Aeusserlich machen sie sich durch das Entstehen von Höckern bemerkbar, die mit Borsten besetzt sind. Der Wurm wächst in die Länge; Ausstülpungen an seinem Vorderende bilden die Tentakel; er scheidet die Röhre aus und setzt sich fest.

Aus gleichmässig bewimperten Embryonen gehen auch die als Mesotrochae bezeichneten Larven der Chätopteriden hervor. Bei Chaetopterus pergamentaceus bildet sich an der zuerst gleichmässig bewimperten Larve ein Schopf stärkerer Wimpern am

Vorderende und allmählich ein ungefähr die Mitte des Körpers umgürtender Wimperring aus (Fig. 123). Das Innere der Larve ist von dem weiten sackförmigen Darmcanal ziemlich ausgefüllt. Aehnlich verhält sich die Larve von Telepsavus costarum, nur dass ihr der vordere

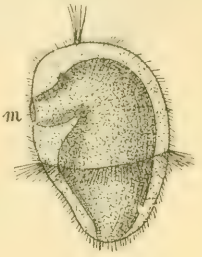


Fig. 123. Sog. mesotroche Larve von Chaetopterus pergamentaceus (nach Wilson).
m Mund.

Wimperschopf fehlt. Stärkere Cilien am Vorderende weist dagegen auch die Larve von Phyllochaetopterus socialis auf. Dieselbe besitzt zwei Wimperkränze, die dem hinteren Körperende genähert sind. Ein präoraler Wimperkranz ist bei diesen Larven nicht vorhanden, und der mittlere lässt sich nicht ohne Weiteres mit dem perianalen Wimperkranz anderer Annelidenlarven vergleichen, da er nicht wie dieser am Hinterende gelegen ist, sondern zwischen ihm und dem Hinterende eine Anzahl von Segmenten auftritt. Der After lagert sich bei diesen Larven dorsal, indem nach hinten eine zipfelförmige Verlängerung an der Bauchfläche gebildet wird, welche übrigens auch bei polytrochen Larven wiederkehrt (vergl. Fig. 127).

Auffällig ist der Wimperschopf am Vorderende, den wir bei atrochen und mesotrochen Larven antrafen und an den auch die starken Cilien erinnern, welche sich am Kopfende mancher telotrochen und polytrochen Larven finden. Derartige Bewimperung des Scheitelfeldes tritt auch bei Turbellarien, Nemertinen und Molluskenlarven auf und hat vielleicht höhere Bedeutung als diejenige einer blossen secundären Erwerbung, die allein mit der Lebensweise der Larven zusammenhinge. —

Scheinbar abweichende Larvenformen wie diejenige der Mitraria (Fig. 124 *A* u. *B*) sind auf die Trochophora zurückzuführen. Mitraria würde demnach zu den Monotrochae zu rechnen sein, bei denen nur ein präoraler, nicht aber ein perianaler Wimperkranz zur Ausbildung gelangt (vergl. die in Fig. 128, pag. 185, abgebildete Larve von Psygmobranchus). Monotrochae und Telotrochae sind insofern nicht von einander zu trennen, als die Larven anfangs vielfach nur einen präoralen Wimperkranz besitzen, also monotroch sind und später erst ein perianaler Wimperkranz an ihnen zur Ausbildung gelangt, wodurch sie den Character der Telotrochae erhalten.

Mitraria, die von Joh. Müller entdeckte und später von Metschnikoff genauer untersuchte Annelidenlarve ist in ihren jüngeren Stadien leicht als eine Trochophora mit wohl entwickelter Glocke, aber stark reducirtem Hintertheil zu erkennen (Fig. 124 *A*). After und Mund sind einander infolge dieser Ausbildung stark genähert. Der Wimperkranz liegt vor dem Munde. Später wächst der hintere Körpertheil mehr aus, und der Wimperkranz, der sich mannigfach ausbuchtet, kommt dadurch mehr nach vorn zu liegen (Fig. 124 *B*). In dieser Figur ist schon die Anlage des Wurmes, der sich allmählich aus der Mitraria entwickelt, deutlich zu erkennen. An dem von dem Wimperkranz umgebenen unteren Felde sind bei der jungen

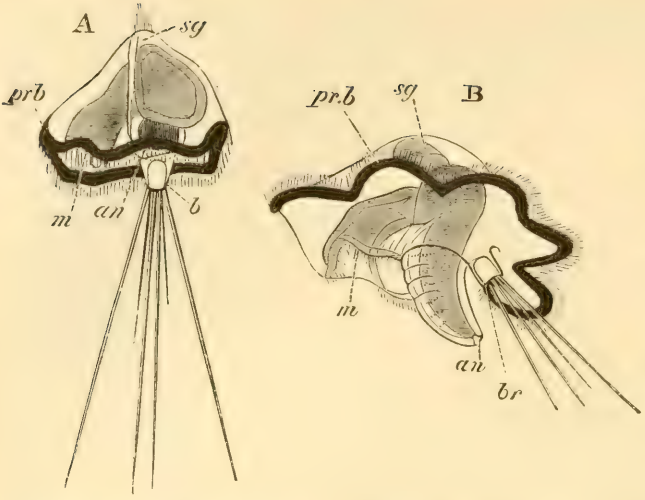


Fig. 124. *A* u. *B* Mitrarialarven (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch). *an* After, *b* u. *br* die seitlichen Höcker mit den provisorischen Borsten, *m* Mund, *prb* präoraler Wimperkranz, *sg* Scheitelplatte.

Larve zwei seitliche Höcker zu erkennen, welche lange Borsten tragen. Bei der älteren Larve sieht man sie dorsal gelegen. — Die Umwandlung der Larve in den Röhrenwurm besteht darin, dass der segmentirte hintere Theil stark wächst, der Haupttheil der Mitraria aber mitsammt seinen Lappen und borstentragenden Höckern rückgebildet wird. Dabei sinkt die Larve zu Boden, sondert die Röhre aus und setzt sich fest.

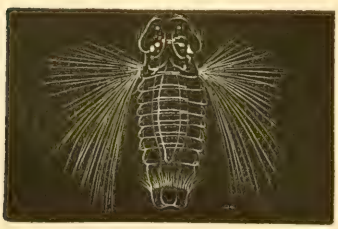


Fig. 125. Larve von Nerine, (nach Alex. Agassiz aus Balfour's Handbuch).

In Mitraria lernten wir eine Larve kennen, welche in Form langer Borsten provisorische Larvenanhänge besitzt, die auch sonst bei Annelidenlarven vorkommen. Es finden sich Trochophoralarven, welche zu beiden Seiten des Körpers eine Anzahl langer gezähnelter Borsten aufweisen, so in den Gattungen Sabellaria, Spio u. a. Die Figuren 125 u. 126 zeigen in der Ausbildung schon weiter fortgeschrittene Larven mit reichlich entwickelten und zum Theil ausserordentlich langen provisorischen Borsten. Derartige Borsten treten bei ausgebildeten recenten Chätopoden nicht auf, finden sich dagegen bei fossilen Formen. Es ist die Vermuthung geäussert worden, sie möchten von ungegliederten Vorfahren der jetzt lebenden Chätopoden ererbt sein. Diese Vermuthung schien dadurch unterstützt zu werden, dass sie sich

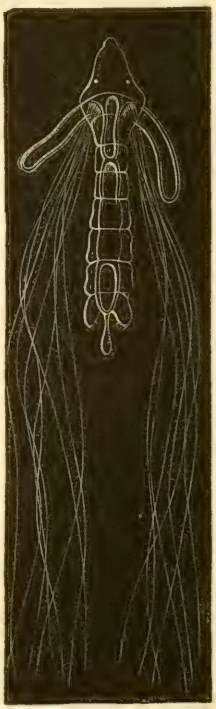


Fig. 126. Annelidenlarve mit provisorischen Borsten (nach Alex. Agassiz aus Balfour's Handbuch).

zumeist an dem vorderen ungegliederten Theil des Larvenkörpers finden (Alex. Agassiz).

Polytrochae, segmentirte Larven im eigentlichen Sinne, sind diejenigen von Ophryotrocha puerilis (Fig. 127). Dieselben besitzen eine Anzahl von Segmenten, deren jedes mit einem Wimperkranz versehen ist. Am Vorder- und Hinterende des Körpers finden sich ausserdem stärkere Tasthaare. Der erste Wimperkranz gehört dem Kopfabschnitt der Larve an. An diesem liegt die Mundöffnung, welche in den mit einem Kieferapparat versehenen weiten Schlund führt. Der Darm verläuft gerade gestreckt nach hinten und mündet am Ende des letzten Segmentes nach aussen. Der After ist insofern dorsal gelegen, als das letzte Segment an der Bauchseite einen zipfelförmigen Fortsatz besitzt (Fig. 127).

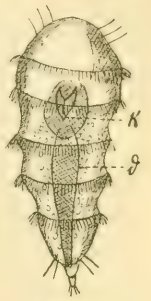


Fig. 127. Polytroche Larve von Ophryotrocha puerilis (nach Claparède und Metschnikoff). *d* Darm, *k* Kiefer.

Die nächsten Entwicklungsstadien von Ophryotrocha bleiben der beschriebenen Larve ziemlich gleich, indem die Segmente, welche sich vor dem Aftersegment neu bilden, ebenfalls mit Wimperreifen versehen sind. Dann knospen aber an den Segmenten knopfförmig die Fussstummel hervor, und an ihnen gelangen die Borsten zur Ausbildung. Die Zahl der Segmente vermehrt sich bedeutend, doch bleibt dieser kleine Annelid, welcher nie über 2,5 mm lang wird, auf einer gewissermassen larvalen Stufe stehen, indem die Segmente zeitlebens ihren Wimperring bewahren. Am Kopf hat sich noch ein weiterer Wimperkranz gebildet, und es sind dort zwei kleine knopfförmige Fühler entstanden, welche lange Cilien tragen, ganz ebenso wie die beiden Cirren, welche neben dem unpaaren Fortsatz am Aftersegment hervorgetreten sind. Die beiden vordersten Segmente bleiben ohne Anhänge (Claparède und Metschnikoff).

Bei Ophryotrocha umziehen die Wimperringe das ganze Segment. Ebenso scheinen sie sich bei Arenicola marina zu verhalten, bei anderen Larven hingegen haben sie nur die Form von Halbringen und sind auf die Rücken- oder Bauchfläche beschränkt (Nototrochae und Gasterotrochae). Nototroche Larven besitzt z. B. Terebella conchilega; gasterotroche finden sich bei Angehörigen der Gattungen Magelona, Nerine und Spio. Wie in der Gattung Terebella atroche und polytroche Larven auftreten, so kommen in den beiden letztgenannten Gattungen neben gasterotrochen auch amphitroche Larven vor, d. h. solche, die ausser ventralen auch dorsale Halbringe aufweisen.

Die polytrochen Larven stellen zuweilen das Folgestadium anderer Larven dar. So gehen die von Arenicola marina aus Larven hervor, die anfangs monotroch waren und später telotroch wurden, bis sie schliesslich durch das Auftreten neuer Wimperringe zwischen den schon vorhandenen das Stadium einer polytrochen Larve annahmen (Max Schultze). Auch die echten polytrochen Larven, d. h. diejenigen, welche nur die Wimperkränze besitzen, aber noch nicht wie viele andere polytroche Larven die Borstenanlagen und andere Theile des Wurmkörpers erkennen lassen, erscheinen als Folgestadium der Trochophora. So beobachteten wir ein ganz Trochophora-ähnliches Stadium, welches der polytrochen Larve einer Ophryotrocha vorausging. Dieses Verhalten bestätigt die Annahme, dass die segmentirten Formen als die

jüngeren, die unsegmentirten hingegen als die phylogenetisch älteren anzusehen sind.

Wie sich schon aus der Vielgestaltigkeit der Annelidenlarven entnehmen lässt, wird auch ihre Umgestaltung in den Wurm eine sehr verschiedenartige sein. Bei einigen Formen wurde dieselbe schon gelegentlich der Betrachtung der Larvenstadien kurz besprochen. Die Gliederung kann in verschiedener Weise am Larvenkörper zum Ausdruck kommen. In einigen Fällen streckt sich derselbe in die Länge und theilt sich in Segmente, während die Wimperkränze noch erhalten bleiben. Bei anderen Formen treten zuerst in paariger Anordnung nur die Borsten auf und deuten die Gliederung des Körpers an, oder es legen sich zugleich in Form von Höckern die Parapodien an. So findet man Larven, die noch ganz die Form der Trochophora bewahrt haben und doch schon die beiden seitlichen Reihen von Borsten oder Fussstummeln erkennen lassen. Anfangs sind nur wenig Segmente vorhanden, doch schieben sich hinten immer neue ein, und indem die Parapodien mehr und mehr ihre definitive Ausbildung erlangen, die larvalen Organe dagegen zurücktreten, nähert sich die Larve der Gestaltung des fertigen Thieres.

Die Segmentanhänge entstehen bei den verschiedenen Abtheilungen der Polychäten nicht in übereinstimmender Weise. Bei den Errantia gehen die dorsalen und ventralen Parapodien aus einer gemeinsamen Anlage hervor, die sich später in den dorsalen und ventralen Abschnitt trennt. Diess wurde z. B. bei Nereis beobachtet. Eine solche Trennung tritt jedoch bei den Sedentaria nicht ein, sondern deren ventrale hakentragende Segmentanhänge entstehen unabhängig von den dorsalen Parapodien (so bei Terebella). Demnach sollen nur die dorsalen Anhänge der Sedentaria der gemeinsamen Parapodienanlage bei den Errantia entsprechen, während die ventralen als Neubildung secundärer Natur zu betrachten seien (Salensky).

Als Erhebungen und Ausstülpungen des Ectoderms, in die sich auch Fortsetzungen des somatischen Mesodermblattes erstrecken können, entstehen die Cirren und Tentakel. Von ihnen ist besonders eigenthümlicher Natur der unpaare, meist nach vorn den Kopf überragende mediane Tentakel, wie er sich z. B. bei Terebella, Pileolaria und Psygmobranchus findet. Hier ist er zunächst in mächtiger Weise entwickelt und mit einer ansehnlichen Höhle versehen (Terebella), kann aber schon bald wieder zurückgebildet werden (Psygmobranchus). Neben ihm, wenn er vorhanden ist, und seitlich am Kopf kommen die lateralen Tentakel zur Ausbildung, deren Zahl und Form bei den verschiedenen Anneliden eine sehr wechselnde ist. Die Tentakel können auf die Weise eine eigenthümliche Ausbildung erlangen, dass sie knospenförmige Ausstülpungen treiben, die sich vergrössern und zu den Kiemen werden. Bei Psygmobranchus erhält die Larve durch diese dreitheiligen Kiemen eine ganz eigenartige Gestaltung (Fig. 128 *B*).[1]) Der mediane Tentakel, der etwas früher noch vorhanden war und den Kopf nach vorn überragte, ist in diesem Stadium bereits wieder rückgebildet. Wie die Tentakel zuweilen, so können auch die Augen bei den Sedentaria zurückgebildet werden, da diese sessilen Formen ihrer

[1]) Die abgebildete Larve hat sich aus einer sog. monotrochen Larve (Fig. 128 *A*) entwickelt, welche die Trochophoraform zeigt, mit einem präoralen und postoralen Wimperkranz versehen ist, während der perianale Kranz fehlt. Der postorale Wimperkranz setzt sich in eine ventrale (sog. adorale) Wimperrinne fort. Die Trochophora besitzt bereits zwei Augenflecke, entbehrt jedoch noch des Darmcanals, der nur durch eine grosszellige Entodermmasse repräsentirt wird. Der Mund ist schon angedeutet.

kaum mehr bedürfen. — Bei Psygmobranchus sieht man hinter den Kiemen ein eigenthümliches Organ gelegen (Fig. 128 *B*, *kr*), welches auch bei anderen Anneliden (Pileolaria, Spirorbis) zur Ausbildung gelangt. Es ist diess eine Ringfalte der Haut, welche nach hinten zu auswächst und mantelartig den hinter dem Kopf gelegenen Körpertheil umgiebt.

Die beiden ersten hinter dem Kopf gelegenen Segmente zeichnen sich bei manchen Polychäten (Terebella, Ophryotrocha) dadurch aus, dass sie der Segmentanhänge entbehren, welche Thatsache veranlasst hat, sie dem Kopfe zuzurechnen und diesen also aus mehreren Segmenten entstehen zu lassen. Dagegen spricht jedoch die Bildungsweise ihrer inneren (neuralen und mesodermalen) Organe, die sich entsprechend denen der Körpersegmente anlegen (Salensky). Ueber die Entstehung des Kopfes selbst ergeben sich Differenzen zwischen den einzelnen Forschern, indem die einen ihn nur vom präoralen Abschnitt der Trochophora gebildet werden lassen, während nach anderen auch postorale Theile der Larve in seine Bildung eingehen. —

Bei solchen Formen, welche wie Exogone gemmifera und Grubea limbata ihren Eiern eine Brutpflege angedeihen lassen, kann das Stadium der freien Larve ganz ausfallen, und der Embryo durchbricht in Form des bereits mit einer Anzahl von Segmenten, Parapodien und Cirren versehenen jungen Wurms die Eihülle (Viguier). Es sind diess Verhältnisse, welche an diejenigen bei den Oligochäten erinnern, zumal eine der genannten Formen (Exogone) ein Entwicklungsstadium durchlaufen soll, welches nach der Beschreibung von Viguier den „Larven“ der Oligochäten stark ähnelt.

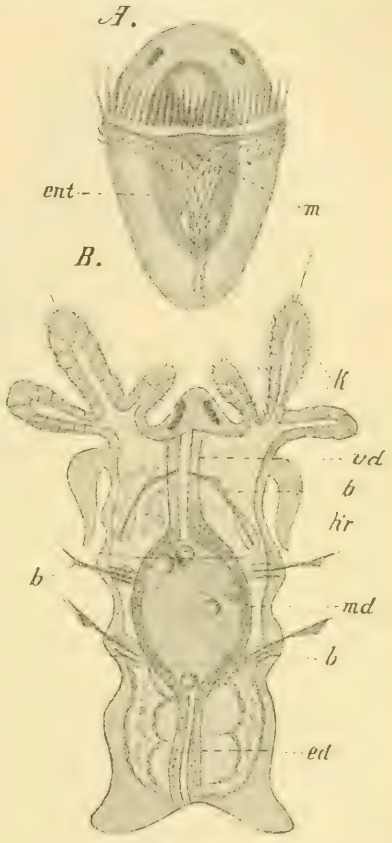


Fig. 128. *A* u. *B* Larvenstadien von Psygmobranchus protensus (nach Salensky).

A Trochophora mit prä- u. postoralem Wimperkranz, sowie adoraler Wimperrinne (von der Bauchseite gesehen); *m* Gegend der erst später gebildeten Mundöffnung, *ent* noch nicht differenzirte Entodermmasse im Innern.

B späteres Stadium mit Kiemen (*k*), *b* Borstenanlagen, *kr* Kragen, *vd*, *md*, *ed* Vorder-, Mittel- und Enddarm.

2. Entwicklung ohne freischwärmende Larven.

(Oligochäten.)

Die Oligochäten legen die vorher befruchteten Eier in feste, aus chitinartiger Substanz bestehende Cocons ab. Die Cocons sind bei den einzelnen Gattungen von sehr verschiedener Form und finden sich, je

nach der Lebensweise der Würmer in der Erde oder an Wasserpflanzen befestigt. Eine bedeutende Länge (bis 5 cm) erreichen die schlank spindelförmig gestalteten Cocons von Criodrilus. Bei den Lumbriciden sind sie rundlich oder eiförmig und bei ein und derselben Art von verschiedener Grösse, etwa erbsen- bis bohnengross. Dementsprechend ist auch die Zahl der Eier, welche sie enthalten, eine wechselnde. Zuweilen finden sich nur sehr wenige Eier, während deren Zahl in anderen Fällen bis zu 20—30 steigen kann. Von diesen Eiern kommen meist nicht alle zur Entwicklung, sondern es scheint, dass sich die einen auf Kosten der anderen ausbilden. Die Eier schwimmen gewöhnlich in einer eiweissartigen Masse. Ihre Entwicklung gestaltet sich im Hinblick darauf verschiedenartig, ob sie wenig Nahrungsdotter enthalten (Lumbricus, Criodrilus) oder sehr dotterreich sind (Rhynchelmis, Tubifex). Die Furchung verläuft immer inäqual, aber im ersteren Falle bildet sich eine Invaginations-, im letzteren dagegen eine epibolische Gastrula.

Die Furchung und Keimblätterbildung bei den Oligochäten ist von verschiedenen Forschern eingehend studirt worden (Kowalevsky No. 27, Hatschek No. 18, Kleinenberg No. 24, Vejdovsky No. 45). Bei Lumbricus bildet sich eine einseitig verdickte Blastula, die abgeplattet sein kann, so dass die Furchungshöhle nur wenig umfangreich ist, und auch die Gastrula, welche bald durch Einstülpung entsteht, anfangs ziemlich flach erscheint (Kowalevsky, Fig. 130 *A*). Weniger ist diess bei Lumbricus trapezoides der Fall (Fig. 129 *A*), bei welcher Form die eigenthümliche Erscheinung eintritt, dass sich der Embryo auf dem Stadium der Gastrula theilt und auf diese Weise zwei Embryonen entstehen, die sich getrennt von einander weiter entwickeln. Fig. 129 *A* stellt ein solches Theilungsstadium eines Embryos dar und zeigt beide Embryonen, die auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, nur noch schwach verbunden.

Falls das Ei sehr dotterreich ist, wie bei Rhynchelmis, entstehen nach Vejdovsky infolge der ersten Theilungen vier Blastomeren, von denen sich vier weit kleinere Blastomeren abschnüren, so dass jetzt 4 Makro- und 4 Mikromeren vorhanden sind. Während sich die Mikromeren durch Theilung rasch vermehren, lässt die hinterste und umfangreichste der 4 grossen Furchungskugeln 3 Zellen von mittlerem Umfang, die Mesomeren, aus sich hervorknospen. Jetzt theilen sich auch die Makromeren weiter; die Mikromeren, welche sich ebensowohl wie die Mesomeren unterdessen an Zahl vermehrt haben, überwachsen die letzteren, und diese kommen dadurch nach innen zu liegen. Zwischen Mikro- und Makromeren entsteht eine wenig umfangreiche Furchungshöhle, welche bald verdrängt wird, wenn die kleinen Zellen die grösseren weiter umwachsen, und es so zur Bildung der epibolischen Gastrula kommt.

Gewöhnlich noch vor der Bildung der beiden primären Keimblätter, aber anscheinend Beziehungen zu beiden aufweisend, differenziren sich einige, gewöhnlich zwei Blastomeren, die aus der Verbindung mit den übrigen Zellen aus- und in die Furchungshöhle hineintreten (Fig. 129 *A*). Sie repräsentiren die Anlage der Mesodermstreifen. Diese selbst entstehen dadurch, dass sich die beiden Zellen theilen und die so entstandenen kleineren Zellen von ihnen wegrücken. Am besten lässt sich dieser Vorgang aus den von Kowalevsky und Kleinenberg gegebenen Abbildungen von Lumbricus erkennen (Fig. 129 u. 130). Man sieht im hinteren Theil des Embryos die beiden grossen Zellen (Polzellen) des Mesoderms gelegen, aus denen durch Theilung die kleineren Zellen der Mesodermstreifen hervorgegangen sind (vgl. hierzu auch die von Kleinenberg

vertretene Auffassung pag. 189). Die Mesodermstreifen erstrecken sich an beiden Seiten des Embryos gegen den Mund hin. Während sie jetzt divergiren, rücken sie später aus den Seitentheilen auf die Ventralfläche und liegen nun zu beiden Seiten der Mittellinie (Fig. 129 *B* u. *C*).

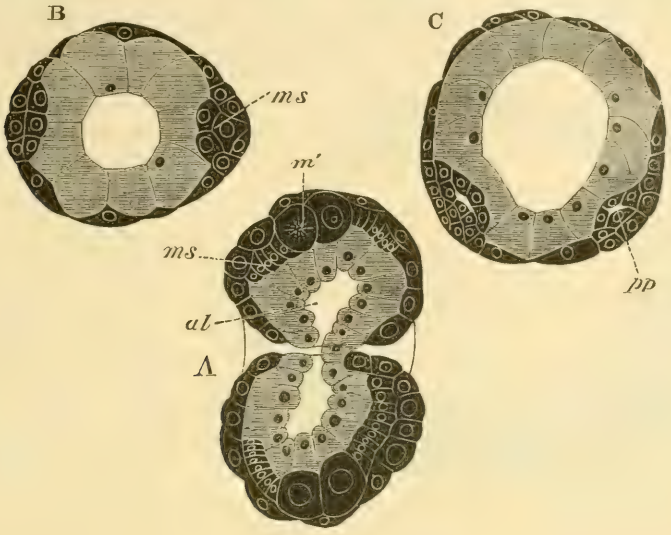


Fig. 129. *A—C* Schnitte durch Embryonen von Lumbricus trapezoïdes (nach Kleinenberg aus Balfour's Handbuch).

A Horizontaler Längsschnitt eines Embryos auf dem Gastrulastadium, der im Begriff ist, sich in zwei Embryonen zu theilen. Zwischen Ectoderm und Entoderm erkennt man die beiden grossen Polzellen des Mesoderms (*m'*) mit den nach beiden Seiten von ihnen ausgehenden Mesodermstreifen (*ms*), *al* Urdarmhöhle.

B u. *C* Querschnitte etwas älterer Embryonen, welche zeigen, wie die Mesodermstreifen (*ms*) gegen die Ventralseite rücken und in ihnen die Höhlung (*pp*) auftritt.

In den Figuren 130 *A* u. *B* sieht man die Mesodermstreifen in der seitlichen Ansicht und erkennt ihr erstes Auftreten (Fig. 130 *A*). Sie bestehen hier von Anfang an nicht aus einer, sondern aus mehreren

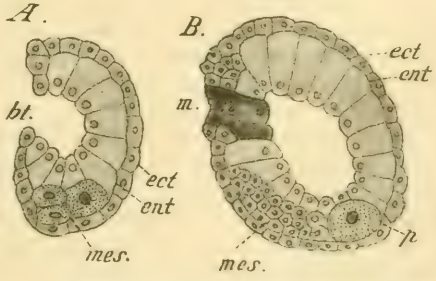


Fig. 130. *A* u. *B* Optische Längsschnitte zweier ungleichalteriger Embryonen von Lumbricus rubellus (Allolobophora foetida (?) Vejdovsky) nach Kowalevsky.

bt Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* Mundöffnung, *mes* Mesodermstreifen, *p* Polzelle des Mesoderms.

Zellenreihen. Am hinteren Ende ist aber auch hier die Polzelle jedes Streifens zu erkennen. Die Streifen erstrecken sich immer weiter und nehmen schliesslich eine so bedeutende Ausdehnung an, wie diess aus den Figuren 130 *B* u. 131 ersichtlich ist.

Mit der geschilderten Ausbreitung der Mesodermstreifen, die man ungeeigneter Weise auch als Keimstreifen bezeichnet, ist die Aus-

bildung des Embryos im Ganzen weiter fortgeschritten (Fig. 130 *B* u. 131). Durch reichliche Vermehrung seiner Zellen hat er sich vergrössert und stellt jetzt im Wesentlichen eine zweischichtige Zellenblase dar, zwischen deren beiden Schichten sich an der Ventralseite die Mesodermstreifen einlagern. Der Blastoporus ist zum definitiven Mund geworden, in dessen Umgebung eine Art lippenförmiger Verdickung des Ectoderms auftritt. Die um den Mund gelegenen Zellen scheinen contractiler Natur zu sein und führen infolgedessen Schluckbewegungen aus, vermöge deren sich der Darm mit dem Eiweiss anfüllt, in welchem der Embryo schwimmt und das ihm zur Ernährung dient. Infolge dieser Nahrungsaufnahme wird der Embryo mehr und mehr aufgetrieben und nimmt an Umfang zu. — Der Embryo in diesem Zustande ist mit den freilebenden Larven der Anneliden zu vergleichen, zumal er ungefähr auf diesem Stadium die Dotterhaut sprengt und nun, wie erwähnt, in der Eiweissmasse des Cocons schwimmt. Die Larvenähnlichkeit desEmbryos wird dadurch erhöht, dass sich bei Lumbricus trapezoides (nach Kleinenberg) ein Ring zarter Wimpern findet, welcher den Mund umgiebt und sich in eine ventrale Wimperrinne fortsetzt, die in der Mittelline zwischen den Mesodermstreifen verläuft. Auch Hatschek fand bei den Embryonen von Criodrilus eine adorale Wimperzone. Ausserdem wies Vejdovsky bei Rhynchelmis eine paarige Kopfniere nach, welche auch Bergh bei Criodrilus auffand. Sie besteht aus einer langen halbkreisförmigen Röhre, deren blindgeschlossene innere Endigung in der Nähe des Mundes liegt, während die Ausmündung des flimmernden Canals seitlich ungefähr in der Mitte des Körpers gelegen ist. — Nach alledem erscheinen die Embryonen der Oligochäten als rückgebildete Larvenformen, die frei in der Eiweissmasse des Cocons schwimmen und sich hier selbständig ernähren. Das Fehlen des Afters kommt dabei wenig in Betracht, denn wir sehen, dass auch bei manchen Trochophoralarven, so bei Psygmobranchus z. B., der After, ja sogar in der ersten Zeit ihres freien Lebens auch der Mund noch fehlen kann (vergl. Fig. 128 auf pag. 185).

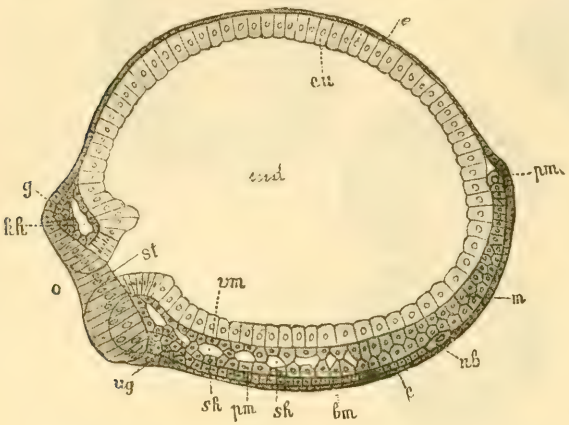


Fig. 131. Optischer Längsschnitt eines Embryos von Lumbricus olidus (nach Wilson aus A. Lang's Lehrbuch).

bm Anlage des Bauchmarks, *e* Ectoderm, *eu* Entoderm, *g* Anlage des oberen Schlundganglions, *kh* Kopfhöhle, m Mesodermstreifen, *md* Mitteldarmhöhle, *nb* Neuroblastzelle, *o* Mundöffnung, *pm* parietales (somatisches) Blatt der Ursegmente, *pms* Polzelle des Mesoderms, *sh* Ursegmenthöhle, *st* Stomodäum (Anlage des Vorderdarms), *ug* unteres Schlundganglion, *vm* viscerales (splanchnisches) Blatt der Ursegmente.

Die Umwandlung des larvenähnlichen Embryos in den Wurm vollzieht sich vor Allem infolge der weiteren Ausbildung der Mesodermstreifen. Dieselben setzen zunächst ihr Wachsthum nach vorn fort und

umgreifen den Vorderdarm, der sich aus einer Einsenkung des Ectoderms gebildet hat (Fig. 130 *B* u. 131). Auch in den weiter nach hinten gelegenen Theilen des Embryos greifen die Mesodermstreifen von der Ventralseite, auf welche sie anfangs beschränkt waren, auf die Dorsalseite über und trennen so das Ectoderm vom Entoderm. Schon früher ist an den Mesodermstreifen die Gliederung in die Ursegmente und an diesen die Spaltung in ein somatisches und splanchnisches Blatt aufgetreten (Fig. 129 *C* u. 131). Der hintere Theil des Embryos ist durch das in den Darm aufgenommene Eiweiss stark aufgetrieben und wölbt sich an dem unterdessen mehr in die Länge gewachsenen Embryo wie ein Dottersack vor (Fig. 132 *h*). Auch in dem hinteren aufgetriebenen Theil des Embryos

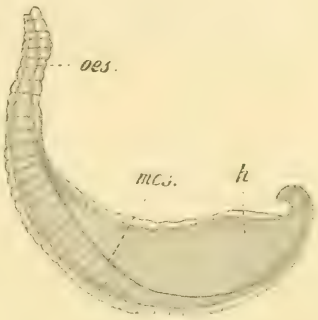


Fig. 132. Ein bereits weit ausgebildeter Embryo von Lumbricus agricola (nach Kowalevsky).

h Hinterer dottersackähnlicher Theil des Embryos, dessen Wand vom Ectoderm und Entoderm gebildet und der allmählich von den Mesodermstreifen umwachsen wird; *mes* obere Grenze des linksseitigen Mesodermstreifens, *oes* Oesophagus.

kommen aber schliesslich die Ursegmente zur Ausbildung und umwachsen den Entodermsack nach der Dorsalseite zu, so dass dieser am Ende ganz vom Mesoderm umschlossen und so die hauptsächlichste Ausbildung des Wurmes in Bezug auf seine äussere Gestaltung vollendet ist. Der After kommt erst später durch Bildung einer Ectodermeinsenkung am Hinterende des Wurms zu Stande.

Einen streitigen Punkt in der Entwicklung bildet sowohl die Entstehung, wie die weitere Ausbildung des Mesoderms. In einigen Fällen, wie z. B. bei dem von Kowalevsky beobachteten Lumbricus (sowie bei Nereis nach Goette) scheint es, als wenn sich die ersten Mesodermzellen aus dem Verbande der Entodermzellen loslösten, während sie in anderen Fällen eher dem Ectoderm anzugehören schienen. Zumeist lässt sich ihre Abstammung von dem einen oder dem anderen der beiden primären Keimblätter nicht nachweisen, weil sie sich schon vor deren Ausbildung oder auf der Grenze beider anlegen. So verhält es sich bei verschiedenen Oligochäten und auch Polychäten. Bei Rhynchelmis lösen sich (vgl. weiter oben pag. 186) zwar die sog. Mesomeren von den grossen später zum Entoderm werdenden Furchungskugeln ab, überlagern diese aber dann zugleich mit den Mikromeren und gehören also scheinbar zum Ectoderm. Erst später werden sie von diesem überwachsen und rücken ins Innere, um hier zu den Mesodermstreifen auszuwachsen (Vejdovsky).

Wie über die erste Entstehung des Mesoderms, sind auch die Meinungen der Autoren über die Bildungsweise der Mesodermstreifen getrennt. Während sie die einen nur durch die Vermehrung der Urmesodermzellen entstehen lassen (Kowalevsky No. 27, Hatschek No. 18, Goette No. 15), treten die anderen dafür ein, dass auch die über den Mesodermstreifen gelegenen Ectodermparthieen Zellen zur Verstärkung der Mesodermstreifen abgeben und dass

infolgedessen Ectoderm und Mesoderm an diesen Stellen in einander übergehen (Fig. 129 *B*). So schildert Kleinenberg die Verhältnisse bei Lumbricus trapezoides (No. 24). Ihm schliesst sich Salensky an (No. 37). Neuerdings geht Kleinenberg noch weiter, indem er das gesammte Mesoderm, dessen Existenz als gesondertes Keimblatt er übrigens leugnet, durch allmähliche Abspaltung vom Ectoderm aus entstehen lässt (No. 26). Es wird auf diesen Punkt bei Betrachtung der Organogenese noch zurückzukommen sein.

3. Die Bildung der Organe.

Soweit die Bildung der einzelnen Organe nicht schon in den beiden vorhergehenden Abschnitten bei der Gestaltung des ganzen Körpers berücksichtigt wurde, soll sie hier nachgetragen werden, doch ist dabei von vorn herein zu bemerken, dass in dieser Hinsicht noch wenig Klarheit und nur geringe Uebereinstimmung unter den Autoren herrscht.

Ectodermale Bildungen.

Die Epidermis der Larve und des ausgebildeten Wurms geht direct aus dem embryonalen Ectoderm hervor, indem dessen Zellen sich reichlich vermehren und bedeutend abplatten.

Die Borstensäcke entstehen nach den übereinstimmenden Angaben von Kowalevsky, Kleinenberg, Vejdovsky und Bergh als kolbenförmige Einwucherungen des Ectoderms, in deren Innerem die Borsten abgeschieden werden. Nach anderen Darstellungen sollten die Borstensäcke aus dem Mesoderm hervorgehen.

Nervensystem und Sinnesorgane. Bezüglich der Entstehung des Nervensystems scheint das obere Schlundganglion vom Bauchmark getrennt werden zu müssen. Beide entstehen als Verdickungen des Ectoderms (Fig. 133 *C*) und zwar die Bauchganglienkette entweder in Form einer längsgerichteten, unpaaren oder paarigen Verdickung, die sich vom Ectoderm loslöst und ins Innere rückt, wo sie vom Mesoderm umlagert werden kann (Kowalevsky). Die weitere Ausbildung geht von vorn nach hinten vor sich. Ueber die Entstehung des oberen Schlundganglions und besonders seinen Zusammenhang mit der Bauchganglienkette sind die Ansichten sehr getrennt.

Nach Hatschek's Meinung entsteht zuerst eine Ectodermverdickung am Kopftheil des Embryos, die Scheitelplatte. Von ihr aus schreitet die Ectodermverdickung in Form zweier Stränge, die zu beiden Seiten des Mundes verlaufen, nach hinten fort. Von den so gebildeten Schlundcommissuren aus setzt sich der Verdickungsprozess immer weiter fort. Dadurch werden die beiden Seitenstränge des Bauchmarks gebildet und ausserdem betheiligt sich eine in der medianen Längslinie liegende rinnenförmige Einstülpung (ähnlich dem Medullarrohr der Wirbelthiere) an der Bildung der Bauchganglienkette. Hatschek tritt für eine einheitliche Entstehung des ganzen Nervensystems ein, wobei er sich vor Allem auf seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Criodrilus, sowie Polygordius und weiterhin auf die vergleichend anatomischen Befunde an Protodrilus stützt, bei welchem Archianneliden die Schlundcommissuren zeitlebens als Ectodermverdickungen mit dem Körperepithel im Zusammenhang bleiben sollen.

Der soeben geschilderten Auffassung gegenüber vertritt vor Allem Kleinenberg, dem sich Goette, Salensky, Bergh und Fraipont anschliessen, die Ansicht, dass sich das Nervensystem aus zwei getrennten Anlagen zusammensetzt. Unabhängig von den beiden längsgerichteten Verdickungen der

Ventralseite, welche die Anlage des Bauchmarks darstellen (eine dem Medullarrohr der Wirbelthiere entsprechende Längsrinne existirt nicht), entsteht das obere Schlundganglion als eine vor dem Munde gelegene Ectodermverdickung. Sie treibt später seitliche Ausläufer, die Schlundcommissuren, die sich mit dem bereits angelegten Bauchmark verbinden. So verhält es sich bei Lumbricus. Auf wesentlich complicirteren Bildungsprocessen beruht aber die Entstehung des Nervensystems bei dem ebenfalls von Kleinenberg untersuchten Lopadorhynchus. Lopadorhynchus entwickelt sich aus einer monotrochen Larve, deren hinterer Körpertheil auf die schon früher geschilderte Weise zum Wurm auswächst. Als provisorische Sinnesorgane entstehen in der Nähe des Scheitelpols eine wimpernde Grube, das sog. Scheitelorgan (Fig. 135 pag. 195) und die beiden Scheitelantennen. Dahinter kommen die bleibenden zwei Antennenpaare und die Riechgruben ebenfalls als Wucherungen des Ectoderms zur Ausbildung. Von den genannten Organen aus, die später selbst wieder zum Theil rückgebildet werden, geht die Bildung des oberen Schlundganglions vor sich. Gewöhnliche Ectodermzellen bilden sich zu Ganglienzellen um, welche sich in der Nähe jener Organe anhäufen, später in die Tiefe rücken und zur Bildung des oberen Schlundganglions zusammentreten. Dieses selbst löst sich schliessi ch aus der Verbindung mit dem Ectoderm los und tritt als selbstständiges Organ in das Innere des Körpers.

Wie die Bildung des oberen Schlundganglions nach Kleinenberg von den Sinnesorganen ausgeht, so leitet dieser Forscher die Entstehung des Bauchmarkes ebenfalls zum Theil auf die Einwirkung von Sinnesorganen zurück; hauptsächlich aber geht der Anstoss zu ihrer Bildung von locomotorischen Organen aus. Von dem ventralen Ectoderm, dessen Oberfläche Büschel von Sinneshaaren trägt (Fig. 134 *C*) löst sich nach innen zu eine Platte, die sog. Neuralplatte ab, die man in eine rechts- und linksseitige Abtheilung unterscheiden kann (Fig. 134 pag. 194). An ihr entstehen segmental paarige Einwucherungen nach innen, die Borstensäcke (Fig. 134 *C*). Dorsal und ventral von ihnen kommen als Ectodermwucherungen die Rücken- und Bauchcirren zur Ausbildung. Die am meisten gegen die Mittellinie zu gelegenen Parthieen der Neuralplatten liefern das Bauchmark. Sie nähern sich mehr und mehr der Mittellinie und verschmelzen hier mit einander.

Die Vereinigung des Bauchmarks mit dem oberen Schlundganglion ist eine secundäre. Sie erfolgt dadurch, dass die Neuralplatten sich nach vorn ausdehnen und Fortsätze zu dem Ringnerven des Wimperkranzes aussenden. In diesen gehen aber auch Ausläufer des oberen Schlundganglions über, und so kommen die Schlundcommissuren zu Stande, während der Ringnerv selbst mitsammt dem Wimperkranz schwindet.

Nach der kurz wiedergegebenen Darstellung Kleinenbergs erscheint also die Entstehung von Gehirn- und Bauchmark als eine getrennte, und sie erhält ihren Anstoss durch Sinnes- und Locomotionsorgane.

Die Entstehung der Sinnesorgane wurde schon mehrfach berührt, so die Bildung der Gehörbläschen bei Eupomatus (vgl. pag. 176). Die Augen der Alciopiden bilden sich nach Kleinenberg als Einstülpungen des Ectoderms, die sich abschnüren und mit dem Gehirn in Verbindung treten, wodurch der Augennerv zu Stande kommt. Durch Differenzirung der Innenwand der Blase entsteht die Retina, während die äussere Wand sehr dünn wird. Im Inneren wird die Linse und durch die Thätigkeit einiger drüsenartiger Zellen der Glaskörper ausgeschieden.

Mesodermale Bildungen.

Leibeshöhle, Muskulatur, Blutgefässe. In einfacher Weise vollzieht sich die Differenzirung der Mesodermstreifen, welche die Bildung der Segmenthöhlen zur Folge hat und damit die Gliederung des Körpers veranlasst. Die Mesodermstreifen haben sich nach vorn ausgedehnt und werden im vorderen Theil des Körpers mehrreihig und mehrschichtig. An ihrem vordersten Ende beginnt sodann eine Gliederung, indem sich gruppenweise einzelne Parthieen von einander sondern und schliesslich durch quer verlaufende Grenzen von einander getrennt erscheinen (pag. 188, Fig. 131). Diese kästchenähnlichen viereckigen Zellplättchen, welche im Verlauf des Mesodermstreifens auf einander folgen, also in zwei Reihen nebeneinander liegen, sind die Ursegmente, deren Einflussnahme auf die Segmentirung des Körpers wir bereits bei Betrachtung der Entwicklung von Polygordius und Lumbricus kurz erwähnten (pag. 176 sowie 188 u. 189). Dort sahen wir auch, dass die Ausbildung der Ursegmente von vorn nach hinten vor sich geht. Wenn im vorderen Körpertheile die Ursegmente schon weit ausgebildet sind, erscheinen die Mesodermstreifen in ihrem hintern Theile noch völlig undifferenzirt, und es bildet sich hier in der Nähe der Urmesodermzellen noch fortgesetzt neues Zellenmaterial (Fig. 131). — In den Ursegmenten tritt bald eine Spaltung auf, indem die zwei oder mehr Zellenschichten, aus der sie bestehen, in der Mitte jedes Ursegments auseinanderweichen (Fig. 133 *B* u. *C*). Dadurch ist die Segmenthöhle, d. h. die Anlage der Leibeshöhle in jedem Segment des Wurmkörpers gebildet. Die Höhle vergrössert sich, die Wände des

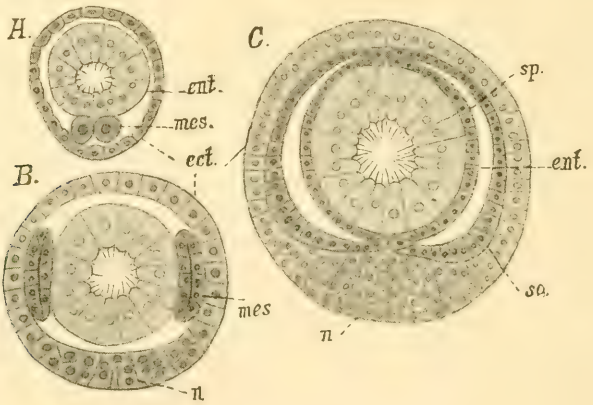


Fig. 133. *A—C* Querschnitte von Polygordiuslarven (nach Hatschek).
A Optischer Querschnitt vom Rumpf der ungegliederten Larve, dicht vor dem After, die beiden Urmesodermzellen (*mes*) zeigend. *B* u. *C* Zwei Querschnitte einer älteren Larve, der erstere vom hinteren, der letztere vom vorderen Theil des Rumpfes.
ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Ursegments dehnen sich mehr und mehr aus und legen sich als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand an (Fig. 133 *C*). Mit der vorderen und hinteren Wand stossen aber natürlich je zwei Ursegmente aneinander, und so entstehen die Septen (Dissepimente), welche die einzelnen Segmente trennen. Da jedes Körpersegment zu seiner Ausbildung eines rechtsseitigen und eines linksseitigen Ursegments bedarf, so muss auf

diese Weise ein dorsales und ventrales Mesenterium entstehen (Fig. 133 *C*). Diese Mesenterien schwinden bei den meisten Chätopoden (ebenso wie die Septen vielfach durchbohrt werden), dagegen bleiben sie bei einigen niederstehenden Anneliden, wie Polygordius unter den Archianneliden und Saccocirrus unter den Chätopoden erhalten.

Aus dem somatischen Blatt der Ursegmente entsteht die Körpermuskulatur, von der zuerst die ventralen Längsmuskeln zur Ausbildung kommen. Noch beim ausgebildeten Thier lässt sich die segmentale Entstehung in der Anordnung der Muskulatur nachweisen. — Von den Ursegmenten leitet sich auch das Peritonealepithel her.

Das splanchnische Blatt des Mesoderms liefert die Darmwand, soweit sie nicht entodermalen bezw. ectodermalen Ursprungs ist, und auch die Wandungen der Gefässe gehen aus ihm hervor. Nach Salensky beginnt die Bildung des Blutgefässsystems (bei Psygmobranchus und Terebella) in Form von Canälen, welche zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatt gelegen sind, also eigentlich Theile der Furchungshöhle darstellen. Später umgeben sich diese von Blutflüssigkeit erfüllten Hohlräume mit einer zelligen Wandung, welche dem splanchnischen Blatt entstammt. Auch nach Kowalevsky's Beobachtung bilden Mesodermzellen, die sich zwischen Entoderm und Splanchnopleura ansammeln, die Gefässwandung, und zwar entsteht das Rückengefäss (bei Lumbricus und Criodrilus [nach Vejdovsky]) aus paarigen getrennten Anlagen. Diese verlaufen an der Grenze der dorsal vorwachsenden Mesodermstreifen und rücken mit diesen vor, um schliesslich mit einander zu dem Rückengefäss zu verschmelzen. Dieses Verhalten scheint besonders dadurch von Interesse, dass sich die getrennte Anlage des Rückengefässes bei Pleurochaeta (Megascolex) in einzelnen Theilen des Körpers zeitlebens erhält (Beddard).

Fraglich scheint es, ob die Kopfhöhle in entsprechender Weise wie die Segmenthöhlen des Körpers gebildet wird, oder ob sie von dieser zu unterscheiden ist. Im ersteren Falle würden sich die beiden vordersten Ursegmente zu ihrer Bildung vereinigen, und es müssten also Fortsätze der Mesodermstreifen am Schlund vorüber bis in den Kopfabschnitt vorgedrungen sein. Dann würde die äussere Wand und die Muskulatur des Oesophagus auf die gewöhnliche Weise vom somatischen und splanchnischen Blatt gebildet werden. So wurden die Verhältnisse von Kleinenberg in seiner früheren Arbeit dargestellt, und auch Vejdovsky lässt die Kopfhöhle aus den beiden vorderen, allerdings verwachsenen Enden der Mesodermstreifen hervorgehen (Rhynchelmis). Dem gegenüber steht die Auffassung, die sich zumal bei den frei lebenden Larven darbietet, dass die Kopfhöhle durch Auseinanderweichen der beiden primären Keimblätter und durch Einwandern von Mesodermelementen aus dem Rumpf her entsteht (Hatschek). Nach dieser Auffassung liegt das erste Ursegmentpaar hinter dem Kopf, und von einer Wand oder von dem noch undifferenzirten Mesodermstreifen stammt das Mesoderm des Kopfes ab. Als Stütze der Ansicht, dass die Kopfhöhle nicht paarig, sondern unpaar angelegt wird, erscheint das Fehlen der Mesenterien im Kopfe von Polygordius (Hatschek).

Der Unterschied von Kopf- und Rumpfhöhle fällt dann weg, wenn, wie diess nach Kleinenberg bei manchen Anneliden, z. B. bei Lopadorhynchus, der Fall ist, nicht eine regelmässige Spaltung des Mesoderms in ein somatisches und splanchnisches Blatt eintritt, sondern die Ueberkleidung des Entoderms durch einzelne vom Mesodermstreifen abgelöste Zellen gebildet wird. Dann stellt also die Leibeshöhle des Rumpfes nicht einen

Hohlraum zwischen den beiden Blättern des Mesoderms dar, sondern entspricht dem (von Mesodermzellen durchsetzten) Blastocöl, ganz ebenso wie die Kopfhöhle in jenem oben erwähnten Falle. Diese selbst entsteht übrigens bei Lopadorhynchus ebenfalls durch Einwanderung einzelner Mesodermzellen in den Kopftheil. — Aus dieser Darstellung ergiebt sich, dass die Bildung der Leibeshöhle nicht immer in so regelmässiger Weise vor sich geht, wie diess oben dargestellt wurde, ja es kann nach Kleinenberg's Angabe die Bildung des gesammten Mesoderms auf andere Art erfolgen. Es wurde schon weiter oben erwähnt (pag. 190), dass Kleinenberg an der Bildung der Mesodermstreifen von Lumbricus trapezoïdes ausser den Polzellen auch das Ectoderm theilnehmen lässt. Von diesem lösen sich Zellen ab und werden den darunter liegenden Keimstreifen beigefügt. Bei Lopadorhynchus führt Kleinenberg das gesammte Mesoderm auf das Ectoderm zurück. Ein Mesoderm als gesondertes Keimblatt giebt es nach ihm nicht. Die Muskulatur der Lopadorhynchuslarve entsteht durch Auswanderung von Zellen aus dem Ectoderm (Fig. 134 *A—C*). Durch Abspaltung aus dem an der Ventralseite verdickten Ectoderm bilden sich zunächst am Hinterende der Larve und dann nach vorn fortschreitend die sog. Muskelplatten (Fig. 135 *mp*). Der Vorgang dieser zur Bildung der Muskelplatten führenden Zellwucherung ist aus den Figuren 134 *A—C* ohne Weiteres ersichtlich Die beiderseitigen Muskelplatten erscheinen durch eine Falte des Entoderms getrennt. Nach Eindringen der Borstensackanlagen von den Neuralplatten her (vgl. oben pag. 190 sowie Fig. 134 *C*) erfolgt die Segmentirung der Muskelplatten. Die Segmentgrenzen entstehen dadurch, dass sich in hinter einander gelegenen, senkrecht zur Längsrichtung des Körpers gestellten Ebenen das Gefüge des Gewebes lockert (Fig. 135). Wie erwähnt, lösen sich von den Muskelplatten einzelne Zellen ab, um sich (entsprechend dem splanchnischen Blatt) an den Darm anzulegen, während der übrige Theil der Muskelplatten Muskulatur und Epithel der Körperwand liefert. Blutgefässe und Segmentalorgane wurden bei Lopadorhynchus nicht beobachtet. Nach Kleinenberg's Auffassung, welcher sich in Bezug

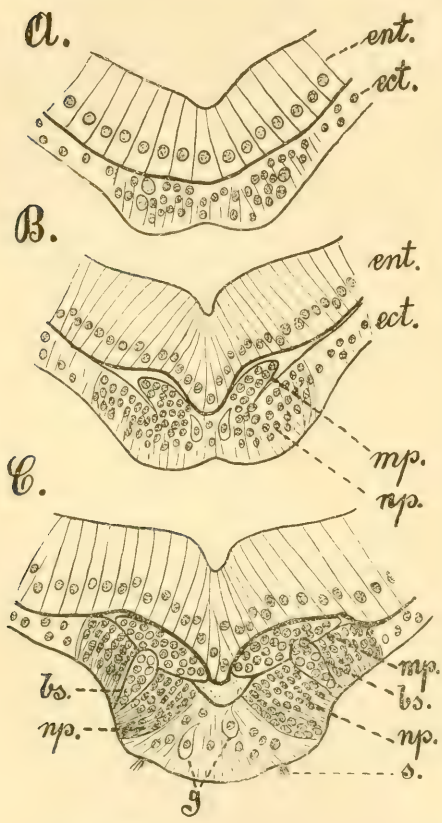


Fig. 134. *A—C* Theile von frontalen Längsschnitten der Larve von Lopadorhynchus, die Abspaltung der Muskelplatten zeigend, (nach Kleinenberg).

bs Anlagen der Borstensäcke, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *g* Ganglienzellen des larvalen Nervensystems, *mp* Muskelplatten, *np* Neuralplatten, *s* larvale Sinnesorgane.

auf die ectodermale Entstehung des Mesoderms auch Salensky anschliesst, müssten die bei anderen Anneliden auftretenden Urmesodermzellen nur als frühzeitige Differenzirungen ectodermaler Theile angesehen werden. Wenn aber mehrere ganz verschiedenartiger Organe, wie die Muskulatur, das Blutgefäss- und Excretionssystem, auf eine solche gemeinsame Anlage zurück-

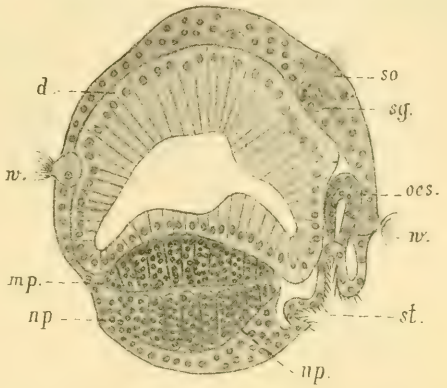


Fig. 135. Sagittaler Längsschnitt einer Larve von Lopadorhynchus (nach Kleinenberg).

d Darm, *mp* Muskelplatte, *np* Neuralplatte, *oes* Anlage des (definitiven) Oesophagus, *sg* Anlage des oberen Schlundganglions, *so* Scheitelorgan, *st* Stomodäum (hinfälliger Vorderdarm der Larve), *w* präoraler Wimperkranz.

geführt werden können, so scheint die Auffassung, welche diese Anlage als Keimblatt betrachtet, nicht ungerechtfertigt, selbst wenn die Anlage zuweilen, wie bei Lopadorhynchus, erst in etwas späterem Entwicklungsstadium und in weniger primitiver Weise, nämlich als Abspaltung einer Zellenlage von einem der beiden primären Keimblätter auftritt.

Erwähnt soll hier auch die Ansicht von Wilson werden, nach welcher an der Ventralseite des Embryos von Lumbricus ausser den beiden Polzellen, von denen die Mesodermstreifen ausgehen, noch drei weitere Paare ähnlicher Polzellen vorhanden sind. Etwas weiter nach vorn als die Polzellen des Mesoderms und etwas oberflächlicher, also mehr im Bereich des Ectoderms, liegen jederseits von der Mittellinie die genannten drei grossen Zellen, und von jeder verläuft eine Zellenreihe nach dem Vorderende des Embryos. Die innerste dieser Reihen soll die Anlage des Nervensystems und die mittlere diejenige der Nephridien darstellen, während die Bedeutung der äusseren dem Autor dieser Auffassung unbekannt geblieben ist.

Recht eigenartig soll sich nach Roule die Bildung des Mesoderms und der Leibeshöhle bei Enchytraeoides vollziehen, so viel aus der kurzen Mittheilung zu ersehen ist. Von der „Morula", welche sich infolge der irregulären Furchung bildet, spaltet sich eine äussere Lage, das Ectoderm, von einer centralen Masse ab, während diese durch einen ähnlichen Process in das central gelegene Entoderm und das umgebende Mesoderm zerfällt. Ersteres liefert, indem eine Höhle darin auftritt, den Darm, während sich in dem Mesoderm Spalträume bilden, die zusammenfliessen und so die Leibeshöhle zwischen den beiden Blättern des Mesoderms entstehen lassen. Durch Auswachsen von Zellen des somatischen Blattes, die sich mit dem splanchnischen Blatt vereinigen, sollen die Septen gebildet werden!

Kopfniere und Segmentalorgane. In der Larve von Eupomatus entsteht die Kopfniere durch Auswachsen einer vor der Polzelle jedes Mesodermstreifens gelegenen Zelle. Einige weitere Mesodermzellen betheiligen sich an ihrer Bildung, indem sie die rundlichen Zellen liefern, welche dem inneren blinden Ende der Kopfniere aufsitzen und sich in

die ligamentähnlichen Anheftungsfäden des Organs ausziehen (Fig. 118 *B*, pag. 174). — Ausser zur Bildung der Kopfniere werden die wenigen Zellen, aus denen die Mesodermstreifen anfangs bestehen, noch zur Bildung der Larvenmuskeln verwendet. Nur die beiden Polzellen bleiben übrig. Sie liefern dann durch wiederholte Theilung die neuen Mesodermstreifen, welche Hatschek als die secundären gegenüber jenen primären schon frühzeitig aufgebrauchten bezeichnet. Sie erreichen später die bereits früher geschilderte starke Entwicklung.

Von der Kopfniere sollte nach Hatschek die Bildung der übrigen Segmentalorgane ausgehen, indem sich (bei Polygordius) von jeder Kopfniere an der Vereinigungsstelle ihrer beiden Aeste ein feiner flimmernder Canal abzweigt, welcher in der Hautmuskelplatte verläuft.

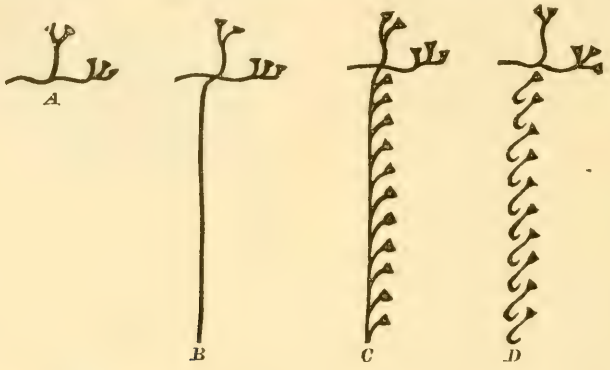


Fig. 136. Schema von der Entwicklung des Excretionssystems von Polygordius (nach Hatschek aus Balfour's Handbuch).

Von ihm sollen sich entsprechend jedem Segment des Körpers die Nephridien abgliedern (Fig. 136). Während die Kopfniere zu Grunde geht, gelangen sie zu ihrer definitiven Ausbildung.

Die betr. Darstellung Hatschek's hat wenig Anerkennung gefunden, da sie durch die Nachuntersuchung nicht bestätigt werden konnte (Fraipont), doch lassen die neuerdings von E. Meyer an einigen Terebelliden (Lanice, Loimia) gemachten Funde die Beobachtung Hatschek's in einem neuen Lichte erscheinen. Bei den genannten beiden Anneliden verbinden sich die Nephridien durch einen Gang, der weit nach hinten reicht. Die Ausmündung erfolgt in ebensoviel Gängen als Nephridien vorhanden sind, wird aber durch den Verbindungsgang vermittelt. Auch bei den Capitelliden kommen nach Eisig Verbindungen zwischen einzelnen Nephridien in Form flimmernder Canäle vor. Es soll hier nicht gesagt werden, dass diesen Verhältnissen ohne Weiteres grosser Werth beizulegen ist, denn einmal kennt man ihre Entwicklung nicht und sodann dokumentirt sich das Nephridialsystem der Terebelliden (und Capitelliden) als wesentlich modificirt.

Einen Zusammenhang sämmtlicher Segmentalorgane findet Hatschek auch bei Criodrilus, indem sie aus einer strangförmigen Verdickung des somatischen Blattes hervorgehen sollen, welche in der ganzen Länge des Körpers dorsal vom ventralen Längsmuskel verläuft. Diese Stränge sondern sich dann segmentweise in schleifenförmig gestaltete Abtheilungen, die Anlagen der Nephridien. Letztere erhalten ein Lumen und öffnen sich vor dem Segment, zu dem sie gehören, durch den späteren Trichter in

die Leibeshöhle, um schliesslich an ihrem hinteren Ende mit der Ectodermwand zur Bildung der Ausmündung zu verschmelzen. Trichter und Nephridialgänge entstehen getrennt. — Aber auch diese Angaben Hatschek's finden Gegner in Vejdovsky und Bergh, nach denen die Segmentalorgane der Oligochäten aus getrennten Anlagen hervorgehen, und zwar sollen sie durch Wucherung der Zellen im somatischen Blatt und in den Scheidewänden der Ursegmente entstehen. Die Fig. 137 *A* zeigt, wie an der Grenze von Septum und somatischem Blatt eine Zelle sich bedeutend vergrössert (*tz*). Sie trägt besonders zur Bildung des Trichters bei. Dahinter ordnen sich andre Zellen des somatischen Blattes zu einem Zellstrang (Fig. 137 *B*), der die Anlage des Nephridialganges darstellt. In ihm, wie auch im Trichter erscheint später ein Lumen; das Ganze wird vom Peritoneum überkleidet (Fig. 137 *C*, *pt*) und dringt gegen das Ectoderm vor, um direct mit diesem oder mit einer Einstülpung desselben zu verschmelzen (Bergh No. 7), welche den Endtheil des Ganges bezw. die Sammelblase bildet, wo eine solche vorhanden ist (Vejdovsky No. 43).

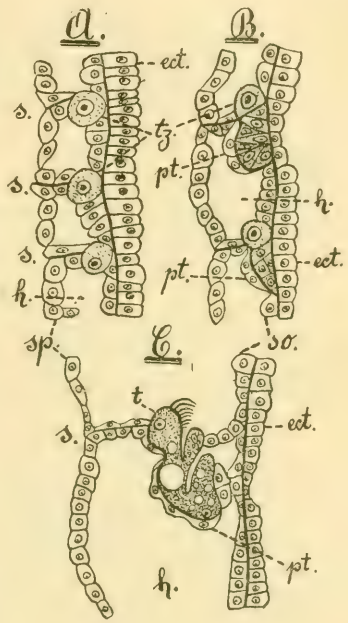


Fig. 137. *A—C* Theile von Längsschnitten durch Embryonen von Criodrilus, die Entwicklung der Nephridien darstellend (nach Bergh).

ect Ectoderm, *h* Ursegmenthöhle, *pt* Peritoneum (der Nephridien), *s* Septen, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *t* Trichter, *tz* Trichterzelle.

Aus getrennten Theilen setzen sich nach der Beobachtung E. Meyer's (No. 31) die thoracalen Nephridien von Psygmobranchus zusammen. Die Nephridialgänge entstehen aus grossen Mesodermzellen, welche sich im Blastocöl der Larve finden, die Trichter hingegen und der peritoneale Ueberzug der Nephridien werden erst später von den Ursegmenten geliefert. Die Enden der Nephridialschläuche öffnen sich durch provisorische Poren nach aussen, die später an den Boden einer dorsal verlaufenden wimpernden Rinne verlagert werden, welche sich schliesst und nunmehr den unpaaren ectodermalen Ausführungsgang dieser beiden sich so eigenthümlich verhaltenden Nephridien von Psygmobranchus darstellt.

Genitalorgane. Sehr einfach gestaltet sich sowohl bei Polychäten wie Oligochäten die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Sie entstehen als Wucherungen des Peritonealepithels an den Septen oder, wie bei den Polychäten vielfach, an der Ueberkleidung der Blutgefässe. Infolge einer regen Vermehrung der Zellen hebt sich die Genitaldrüse, die bei Lumbricus schon während des Coconlebens nachweisbar ist (Bergh), vom Peritoneum ab und nimmt allmählich ihre definitive Gestalt an (Fig. 138 *A—D*, nach E. Meyer). Die Genitalproducte lösen sich einzeln los (Fig. 138 *D*) und machen ihre weitere Ausbildung frei in der Leibeshöhle flottirend durch oder gelangen, wie die Hodenzellen der Regenwürmer, in besondere Blasen (Samenblasen),

welche nach Bergh (No. 5) durch einen Wucherungs- und Einstülpungsprocess an den Septen entstehen.

Die Leitungswege der Geschlechtsorgane sind als mehr oder weniger modificirte Segmentalorgane anzusehen. Sie entstehen auf ganz ähnliche Weise wie die Nephridien selbst, nur bildet sich der Trichter

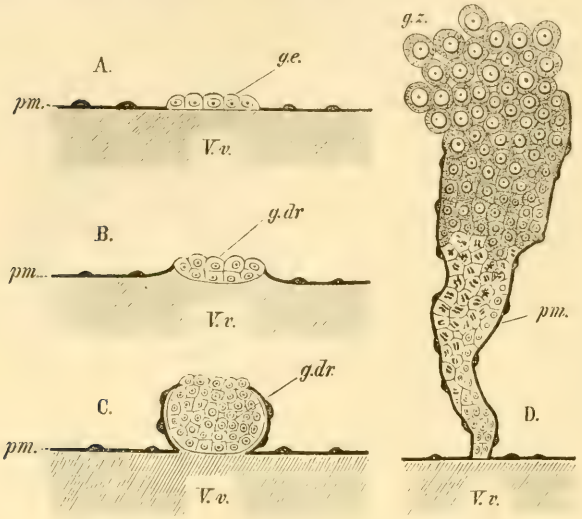


Fig. 138. *A—D* Schematische Darstellung des Baues und der Entwicklung eines Ovariums von Amphitrite rubra (nach E. Meyer). *gdr* Geschlechtsdrüse, *ge* Genitalepithel, *gz* in Loslösung begriffene Genitalzellen, *pm* Peritoneum, *V. v* Vas ventrale.

früher als bei den eigentlichen Segmentalorganen (Vejdovsky). Die völlig unabhängige Entstehung der Geschlechtsausführungsgänge von den Nephridien und das gleichzeitige Vorkommen beider Organe in denselben Segmenten, wie es bei den Regenwürmern besteht, bildet keinen Beweis gegen die Entstehung der Leitungswege aus Nephridien, da bei einigen Anneliden (Capitelliden nach Eisig) in ein und demselben Segment mehrere Paare von Nephridien auftreten. Bei den Regenwürmern speciell scheint Manches darauf hinzudeuten, dass ursprünglich jedem Segment zwei Paare von Nephridien zukamen (Benham). Die umgewandelten Segmentalorgane functioniren in der Weise, dass die Trichter die Genitalproducte aus der Leibeshöhle aufnehmen, die Nephridialgänge sie fortleiten und der zu einer Endblase angeschwollene Theil als Genitalatrium dient. Der Endabschnitt kann beim männlichen Apparat der Oligochäten auch zu einem vorstülpbaren Copulationsorgan umgewandelt werden (so bei Stylodrilus No 43).

Auch die Samentaschen der Lumbriciden hat man auf Nephridien zurückgeführt, von denen allein der ectodermale blasige Endtheil entwickelt sei, doch möchte sie Bergh eher als umgewandelte Hautdrüsen deuten. Sie entstehen als schlauchförmige Einstülpungen der Epidermis ins Innere der Leibeshöhle und werden von den übrigen Schichten der Körperwand umgeben (Vejdovsky No. 43, Bergh No. 5).

Entodermale Bildungen.

Darmcanal. Sowohl bei Polychäten wie Oligochäten sahen wir den Darm aus Antheilen aller drei Keimblätter hervorgehen. Zumeist wird an der Stelle des Blastoporus der bleibende Mund gebildet, und zwar erfolgt hier eine Einsenkung des Ectoderms, so dass der Vorder-

darm (ebenso wie der später entstehende Enddarm) eine ectodermale Bildung darstellt. In den Fällen, in welchen die Larve aus einer epibolischen Gastrula hervorgeht und der Blastoporus nicht zum Mund wird, wie bei Rhynchelmis und Psygmobranchus, besteht die Anlage des Darms anfangs aus einer soliden dotterreichen Entodermmasse (Fig. 128 *A* u. *B*, pag. 185). Indem sich die mittleren Zellen auflösen, kleinere und weniger dotterreiche Zellen sich dagegen an der Peripherie von der übrigen Masse sondern und ein Epithel bilden, entsteht die entodermale Wandung des Mitteldarms, durch welche allmählich die noch vorhandene Dottermasse resorbirt wird. In diesem Zustande stellt der Darm einen allseitig geschlossenen Sack dar. Indem er sich vorn und hinten mit dem Ectoderm verbindet, wird der Vorder- und Enddarm gebildet.

Der Antheil, welchen die beiden Ectodermeinstülpungen bei der Bildung von Vorder- und Enddarm nehmen, soll bei den einzelnen Anneliden ein sehr verschieden grosser sein (Salensky). So kann der Oesophagus vom Ectoderm gebildet werden (Pileolaria, Lumbricus), soll aber auch zum grössten Theil entodermalen Ursprungs sein können (Psygmobranchus, Rhynchelmis). Eigenthümlich liegen die Verhältnisse bei Lopadorhynchus, wo das weite wimpernde Stomodäum (der larvale Vorderdarm) nicht direct zum Schlund wird, sondern eine vorübergehende Bildung darstellt. An der Wand des Stomodäums treten zwei polsterartige Verdickungen auf, die sich aushöhlen und zu zwei Säckchen werden (Fig. 139 u. 135 *oes*). Diese ver-

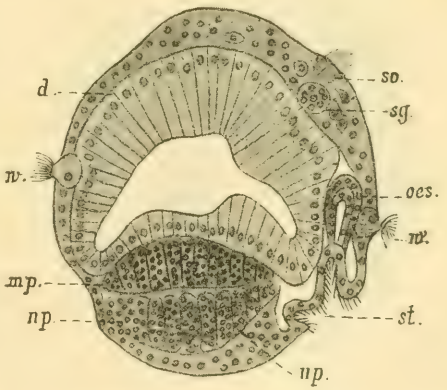


Fig. 139 (135). Sagittaler Längsschnitt einer Larve von Lopadorhynchus (nach Kleinenberg).

d Darm, *mp* Muskelplatte, *np* Neuralplatte, *oes* Anlage des Oesophagus, *sg* Anlage des oberen Schlundganglions, *so* Scheitelorgan, *st* Stomodäum (Vorderdarm der Larve), *w* präoraler Wimperkranz.

grössern sich bedeutend, umfassen das Stomodäum und verwachsen schliesslich mit einander, nachdem sich das Stomodäum geschlossen und vom Ectoderm abgelöst hat. Das abgelöste Stomodäum sieht man jetzt als wimpernden Sack von dem ebenfalls sackförmigen Oesophagus umschlossen. Dieser setzt sich schliesslich mit dem Ectoderm und Entoderm in dauernde Verbindung (Kleinenberg).

Die Muskulatur und Peritonealbekleidung des Darms wird vom splanchnischen Blatt des Mesoderms geliefert. Als Wucherungen desselben erscheinen die den Darm umgebenden und als Excretionsorgane gedeuteten Chloragogenzellen, welche mit den am Blutgefässsystem auftretenden sog. Pericardialdrüsen gleiche Entstehung und Bedeutung besitzen (Grobben). — Als rinnenförmige mehr oder weniger tiefe Einstülpung der gesammten Wandung entsteht in der dorsalen Rückenlinie des Darmes bei den Lumbriciden die Typhlosolis.

4. Ungeschlechtliche Fortpflanzung. — Generationswechsel.

Die Chätopoden besitzen in hohem Grade die Fähigkeit, verloren gegangene Theile des Körpers wieder zu ersetzen, und zwar können nicht nur weniger wichtige, sondern auch wichtigere Körpertheile, wie der Kopfabschnitt sammt Mund und Gehirn von ihnen neugebildet werden. Diese Fähigkeit der Regeneration geht über in eine Art von ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Schizogonie), wenn der Körper, wie diess bei Lumbriculus der Fall ist, spontan in mehrere Stücke zerfällt, von denen sich jedes zu einem vollständigen Wurm zu regeneriren vermag. Hieran schliesst sich die Fortpflanzung eines den Oligochäten nahestehenden Meeresanneliden an, der jahrelang in reger Vermehrung gefunden wurde, ohne jemals Genitalorgane zu entwickeln (Ctenodrilus monostylos nach Graf Zeppelin). Dieser Wurm pflanzt sich in höchst primitiver Weise dadurch fort, dass sich am Körper, und zwar dicht hinter einem Septum, eine Einschnürung bildet, welche tiefer und tiefer wird, bis der Wurm in zwei Theile zerfällt (Fig. 140 *A*). So resultiren zwei Theilstücke, von denen das vordere ohne After, das hintere ohne Kopf ist. Diese primitive Art der Theilung kann soweit fortgehen, bis Theilstücke entstehen, die sowohl des Kopfes wie des Afters entbehren, und die zuweilen nur aus einem einzigen Segment bestehen (Fig. 140 *B*). Kopf- und Endabschnitt werden gebildet, indem sich die Körperhaut verdickt und

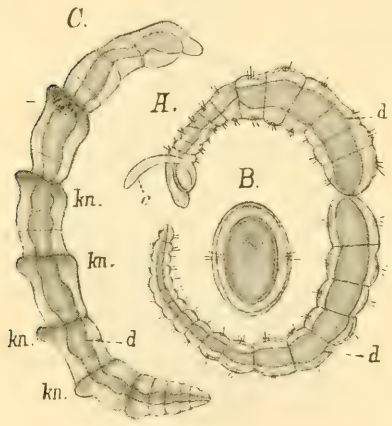


Fig. 140. *A — C* Ctenodrilus monostylos in Quertheilung (nach Graf Zeppelin). *B* Ein nur aus einem einzigen Segment bestehendes Theilstück desselben Wurms.

c Cirrus, *d* Darm.

C Ctenodrilus pardalis (nach v. Kennel).

kn Die Knospungszonen, an denen der Wurm später in die einzelnen Theilstücke zerfällt, *d* Darm.

zapfenförmige Einsenkungen nach innen sendet, die sich mit dem Darm verbinden. So entstehen Mund und After. Die neuzubildenden Segmente schieben sich zwischen dem neugebildeten After und dem vorhergehenden Segment ein.

Weniger primitiv ist das Verhalten eines anderen, derselben Gattung angehörigen Wurmes, Ctenodrilus pardalis, der ebenfalls nur in ungeschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen wurde (v. Kennel). Bei ihm werden, allerdings auch noch in einfacher Weise, bereits vor der Theilung Verdickungszonen angelegt, welche dem Vorder- und Hinterende der neuzubildenden Würmer entsprechen (Fig. 140 *C*), d. h. es findet sich an der betr. Stelle, wo die Theilung vor sich gehen soll, eine sog. Knospungszone. Bei Ctenodrilus pardalis umfasst jedes Theilstück nur ein Segment, und so sieht man die Knospungszonen sich segmentweise wiederholen. Noch so lange sie im Zusammenhange mit einander stehen, wird der Kopflappen mit dem Gehirn, sowie die Mund- und Aftereinstülpung an den Theilstücken angelegt. Der

Grad der Ausbildung, in welchem sich die Knospungszonen befinden, steigert sich von hinten nach vorn (Fig. 140 *C*).

Insofern verhalten sich auch einige Polychäten und die Oligochäten, von denen eine ungeschlechtliche Fortpflanzung bekannt ist, ähnlich wie Ctenodrilus, als sie sich in einem Zustande theilen, in welchem sie noch keine Genitalorgane aufweisen. Bei der von Huxley beschriebenen Protula entsteht zwischen dem 16. und 17. Segment eine Knospungszone, worauf am 17. Segment die Bildung des Kopflappens eines neuen Individuums erfolgt. Nach der Trennung werden jedoch hier die beiden Individuen geschlechtsreif. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Naïden, bei welchen sie von Semper eingehend studirt wurden. Auch diese Würmer pflanzen sich nur in nicht geschlechtsreifem Zustande durch Theilung fort. Der Wurmkörper kann zunächst durch eine Knospungszone in zwei Abschnitte getrennt werden; dann schieben sich aber dazwischen wieder neue Knospungszonen ein, d. h. es entstehen an den schon angelegten Individuen wieder Anlagen jüngerer Thiere. Diess setzt sich fort und zwar nicht in der Reihenfolge von vorn nach hinten, sondern so, dass Individuen von ganz verschiedenem Alter hintereinander zu liegen kommen. Hat die Kette eine gewisse Ausbildung erreicht, so zerfällt sie in die einzelnen Individuen, die nunmehr ihrer definitiven Gestaltung entgegengehen, indem sie bedeutend wachsen, die Zahl ihrer Segmente vermehren und die Genitalorgane zur Reife bringen.

In den zuletzt betrachteten Fällen waren es zwar Thiere ohne Geschlechtsorgane, die sich ungeschlechtlich vermehren, doch erhalten schliesslich alle Individuen die Geschlechtsreife, und dieselben unterscheiden sich gestaltlich nicht von einander. Anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen Polychäten, bei welchen sich von dem hinteren Körperabschnitt eines steril bleibenden Individuums immer neue Theilstücke ablösen, die geschlechtsreif werden, ein Vorgang, der mit dem Strobilationsprocess der Scyphomedusen auf gleiche Linie zu stellen ist. So bilden sich bei Autolytus (nach Krohn und Agassiz) am Mutterthier durch Knospung männliche und weibliche Thiere, welche in einer Kette hintereinander liegen, und von denen das vorderste, dem Mutterthier zunächst liegende das jüngste ist. Entsprechend ihrem höheren Alter lösen sie sich von der Kette ab. Die Geschlechtsthiere unterscheiden sich in ihrer Gestaltung wesentlich von der knospenden Form, so dass sie früher anderen Arten als diese zugerechnet wurden. Die Geschlechtsthiere scheinen sich zu begatten, denn die Eier entwickeln sich in einer Bruttasche des Weibchens zu dem Wurm, der sich später durch Knospung fortpflanzt. Also liegt hier ein echter Generationswechsel vor.

Aehnliche Fortpflanzungsverhältnisse finden sich bei einigen Syllideen, von deren knospenden Individuen sich Geschlechtsthiere ablösen, welche durch kräftige Ausbildung der Fussstummel und Borsten, sowie durch gute Entwicklung des Orientirungsapparats zu einem frei schwimmenden Leben besonders geeignet sind. Während sie umherschwärmen und den Geschlechtsproducten die nöthige Verbreitung schaffen, verharrt die weniger bewegliche knospende Form am Grunde des Meeres. Die kräftigere Ausbildung der Parapodien vollzog sich bereits, während die Knospe noch in Verbindung mit der Mutter stand. Diess erinnert an das Verhalten gewisser Nereïden, an deren hinterem Körpertheil zur Zeit der Geschlechtsreife neue und zum Schwimmen besser geeignete Borsten auftreten (epitoke Form), welche dem geschlechtsreifen Thier ein ganz anderes Aussehen verleihen, als es die Jugendform (die sog. atoke Form) besitzt, so dass auch hier geschlechtsreife und Jugendformen verschiedenen Arten und Gattungen

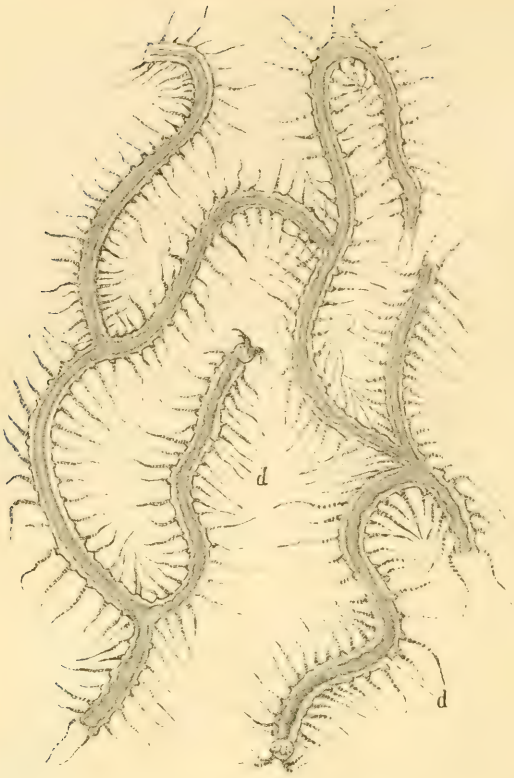


Fig. 141. Theil eines Stockes von Syllis ramosa (etwas schematisirt nach M. Intosh und nach einem Präparat vom Challenger-Material).

d Darm, der sich im ganzen Stock verzweigt. Der Stock erscheint an einigen Stellen verletzt.

zugerechnet wurden. Bei den Nereïden löst sich aber der so ausgestattete hintere Theil des Körpers nicht ab, sondern seine bessere Ausstattung dient nur dazu, das geschlechtsreife Thier leichter beweglich zu machen. (Ehlers). Jedenfalls aber sind die bei den Nereïden und Syllideen obwaltenden Verhältnisse auf einander zu beziehen.

Unter dem Einfluss besonderer Lebensverhältnisse kann sich die Fortpflanzung der Syllideen in ganz eigenartiger Weise gestalten. In Aulochone und anderen Hexactinelliden wurde eine Syllis gefunden (M. Intosh), an welcher nicht nur in der Längsrichtung neue Individuen entstehen, sondern auch seitlich solche hervorknospen (Syllis ramosa Fig. 141). Es wird also hier ein vollständiger Stock gebildet, dessen Aeste sich unbeschränkt im Canalsystem des Schwammes verbreiten, indem sie selbst wieder neue Knospen treiben. Diese lösen sich als männliche und weibliche Geschlechtsthiere vom Stock ab (Fig. 142), und da sie mit besseren Schwimmvorrichtungen und besonders gut ausgebildeten Augen versehen sind, kann man wohl annehmen, dass sie den Schwamm verlassen und, frei im Meere herumschwärmend, den Geschlechtsproducten weitere Verbreitung schaffen. Die von ihnen auf geschlechtlichem Wege hervorgebrachten Nachkömmlinge wandern dann wohl wieder in Spongien ein. — In diesem interessanten Fall liegt der mit Stockbildung verbundene Generationswechsel besonders klar zu Tage.

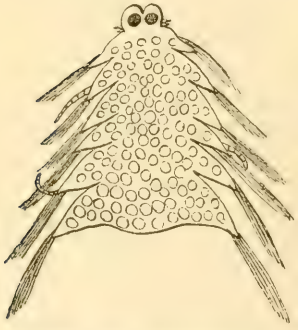


Fig. 142. Vorderer Theil eines weiblichen Individuums, wie solche im Stock der von Syllis ramosa bewohnten Schwämme gefunden werden. Das Thier ist mit Eiern erfüllt Am Kopf sind die grossen Augen zu erkennen (nach M. Intosh).

II. Echiuriden.

Echiurus — Thalassema — Bonellia.

Während Bonellia viridis die Eier in Form einer dicken gewundenen Schnur ablegt, die aus einer gallertigen Masse besteht und in welcher sich die Eier in mehrfacher Reihe vorfinden (Spengel), entlässt die von Conn beobachtete Thalassema mellita Eier und Sperma frei ins Meer, so dass mit ihr künstliche Befruchtung vorgenommen werden konnte.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die Eifurchung wurde bei Bonellia von Spengel näher studirt. Am Ei lässt sich ein animaler, aus feinkörnigem Protoplasma bestehender Theil von dem dotterreichen vegetativen Pol unterscheiden. Dementsprechend gestaltet sich auch die Furchung. Zuerst theilt sich zwar das Ei durch Einschneiden zweier Meridionalebenen in vier gleich grosse Kugeln, dann schnüren sich aber von diesen am animalen Pol vier kleine Blastomeren ab. Durch Theilung der letzteren und Bildung neuer Mikromeren von den Makromeren aus vermehrt sich die Zahl der kleinen Furchungskugeln rasch; sie verbreiten sich über die vier grossen Kugeln und umwachsen sie schliesslich, eine epibolische Gastrula erzeugend

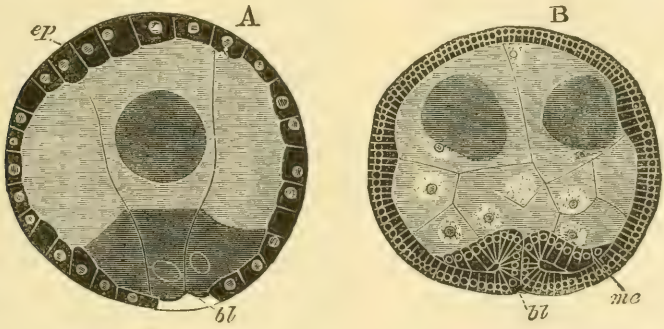


Fig. 143. *A* u. *B* Embryonen von Bonellia (nach Spengel aus Balfour's Handbuch). *A* Epibolische Gastrula, *B* Bildung des Mesoderms.
bl Blastoporus, *ep* Ectoderm, *me* Mesoderm.

(Fig. 143 *A*). Nunmehr gelangen die von den Makromeren sich abschnürenden Zellen nicht mehr an die Oberfläche, sondern bleiben unter der Mikromerenschicht liegen. Sie bilden das Entoderm. Innerhalb von ihnen bleiben die vier Makromeren vorläufig noch erhalten. In der Umgebung des Blastoporus tritt eine Schicht von Zellen auf (Fig. 143 *B*), welche den Blastoporus ringförmig umlagert und welche sich Spengel durch Einwucherung der Mikromerenschicht ins Innere entstanden denkt. Er hält sie für die Anlage des Mesoderms (Fig. 143 *B*, *me*).

In anderer Weise als bei Bonellia verläuft die Furchung und Keimblätterbildung bei Thalassema (Kowalevsky, Conn). Bei dieser Form ist die Furchung eine äquale und deren Resultat eine Blastula, aus welcher eine Invaginationsgastrula hervorgeht. Allerdings ist die letztere bei Thalassema mellita durchaus nicht typisch ausgeprägt, indem die Einstülpung in eine Einwucherung von Zellen übergeht

(Fig. 144 *A*). Aehnlich wie bei den späteren Stadien der epibolischen Gastrula von Bonellia stellt auch hier das Entoderm eine solide Masse mit einer äusseren differenzirten Zellenschicht und einer inneren Dottermasse dar (Fig. 144 *A*).

2. Larvenform und Metamorphose von Echiurus und Thalassema.

Die Echiuriden besitzen frei schwärmende Larven, welche mehr oder weniger deutlich die Trochophoraform erkennen lassen. Die Ausbildung der Gastrula zur Trochophora erfolgt bei Thalassema dadurch, dass am oberen Pol eine Verdickung des Ectoderms auftritt, die Anlage der Scheitelplatte. Diese Stelle bedeckt sich mit einem Wimperschopf, wie wir ihn in ähnlicher Weise bei den Polychätenlarven vorfanden. Bereits auf einem früheren Stadium waren an der ganzen Oberfläche des Embryos Wimpern aufgetreten, und diese sollen wie bei Eupomatus die Eihaut durchsetzen, so dass letztere zur Cuticula der Larve würde (Conn). Im äquatorialen Umfang der Larve tritt noch zur Zeit des Gastrulastadiums ein Ring langer Wimpern auf (Fig. 144 *A*). Unterhalb von ihm liegt der Blastoporus. Indem sich die Entodermzellen stark vermehren und die centrale Dottermasse von ihnen resorbirt wird, entsteht die Höhlung des Darmes. Dieselbe tritt durch die an der Stelle des Blastoporus sich bildende Mundöffnung mit der Aussenwelt in Verbindung. Durch Auswachsen des hinteren Theiles der Larve kommt der Mund mehr seitlich (entsprechend der späteren Ventralfläche) dicht hinter dem Wimperkranz zu liegen. Dieser letztere differenzirt sich dann in eine vor und eine hinter dem Mund gelegene Reihe von Wimpern (Fig. 144 *B*). Ausserdem tritt eine Bewimperung in der Mittellinie der Ventralfläche auf. Der Darm wächst so stark in die Länge, dass er sich in Windungen legt. Diess betrifft zumal seinen Anfangstheil. Sein Endabschnitt verschmilzt am hinteren Ende der Larve mit dem Ectoderm, wodurch der After entsteht (Fig. 144 *B*). Vorder- und Enddarm sollen nach Conn entodermale Bildungen sein (?). — Zwischen Ecto- und Entoderm der Larve spannen sich mesenchymatische Muskelzellen aus, und am Hinterende liegen zwei bandförmige Zellencomplexe, die Mesodermstreifen (Fig. 144 *B*, *mes*). Somit besitzt die Larve von Thalassema die grösste Uebereinstimmung mit der Trochophora der

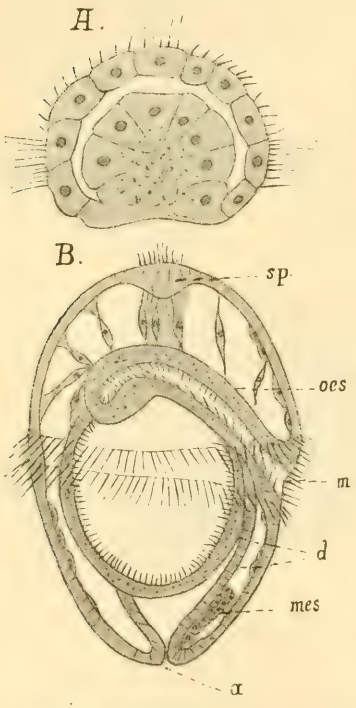


Fig. 144. *A* u. *B* Gastrulastadium und Trochophoralarve von Thalassema mellita (nach Conn). *a* After, *d* Darm, *m* Mund, *mes* Mesodermstreifen, *oes* Oesophagus, *sp* Scheitelplatte.

übrigen Anneliden. Dasselbe gilt von der Echiurus-Larve (Fig. 145 u. 146), deren Bau und Metamorphose von Hatschek eingehend studirt wurde. Bei ihr wies Hatschek das Vorhandensein einer Kopfniere nach. Dieses paarige Organ besteht anfangs aus einem einfachen Canal, welcher am Vorderende der Mesodermstreifen ventral nach aussen mündet. Später kommt zu diesem primären ein secundärer Ast der Kopfniere hinzu, welcher sich mehrfach verzweigt (Fig. 145). Ueberhaupt macht die Larve eine ganze Anzahl von Veränderungen durch, bis sie den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht hat und dann die Larvenorgane wieder zur Rückbildung gelangen. Diess gilt wie für die Kopfniere auch für einige andere Mesodermgebilde. Ausser den für die Annelidenlarven characteristischen Muskeln, welche das Blastocöl durchziehen, tritt bei Echiurus unter dem Ectoderm noch eine feine Membran auf, welche durch eine Vereinigung verästelter Mesodermzellen entstanden und für diese Larve characteristisch ist. Die Mesodermstreifen entwickeln sich in der für die Anneliden typischen Weise. An ihrem hinteren Ende liegen die Polzellen, während die Differenzirung am Vorderende ihren Anfang nimmt. Hier werden sie zuerst mehrschichtig und sondern sich in die Ursegmente. Letztere erhalten Höhlungen und dehnen sich in der bekannten Weise aus. — Ganz wie bei den übrigen Anneliden wird also auch bei den Echiuriden eine innere Segmentirung angelegt (Fig. 145), welcher insofern eine äussere entspricht, als im hinteren Abschnitt der Echiuruslarve eine grössere Anzahl segmentaler Wimperkränze auftritt (Fig. 145). Diese Segmentirung ist aber nur eine vorübergehende, denn wie die Wimperkränze werden auch die Septen zwischen den einzelnen Segmenthöhlen zurückgebildet. Von den 15 Ursegmenten, welche angelegt wurden, bleibt nur das somatische und splanchnische Blatt übrig, und infolge des Schwundes der Septen tritt die secundäre Leibeshöhle des Rumpfes mit der primären Kopfhöhle in Verbindung. Wie die Rumpfhöhle wird auch die Kopfhöhle von verästelten Zellen durchsetzt (Fig. 146), und indem diese sich zum Theil dem Ectoderm anlegen, kommt es auch im Kopfabschnitt zur Bildung des Hautmuskelschlauches, welcher im Rumpf bereits früher angelegt wurde.

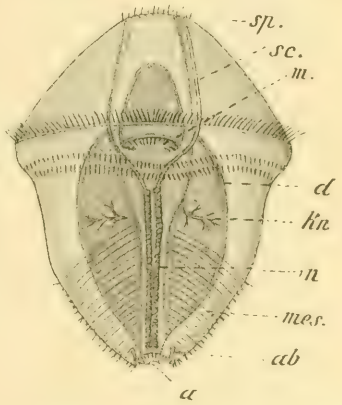


Fig. 145. Trochophoralarve von Echiurus (nach Hatschek).
a After, *ab* Analblase, *d* Darm, *kn* Kopfniere, *m* Mund, *mes* Mesodermstreifen, *n* Bauchganglienkette, *sc* Schlundcommissur, *sp* Scheitelplatte. Die Wimperkränze des hinteren Körpertheiles sind nur durch die Wimpern am Rande angedeutet.

Ebenfalls schon in der Larve angelegt finden wir das Nervensystem. Zu beiden Seiten der ventralen Flimmerrinne entstehen Verdickungen des Ectoderms, von denen knötchenartige Wucherungen nach innen gehen und sich segmentweise zu grösseren Zellenhaufen, den Bauchganglien, vereinigen (Fig. 145 u. 146). So entstehen die beiden Seitenstränge, zu denen noch ein Mittelstrang hinzukommt. Letzterer hebt sich vom Ectoderm der Flimmerrinne ab. Zuerst steht der ganze Bauchstrang noch in inniger Verbindung mit dem Ectoderm, doch löst sich diese allmählich, und der Bauchstrang rückt dadurch nach innen. Die Anlage des beim ausge-

bildeten Thier wenig umfangreichen oberen Schlundganglions lernten wir als Scheitelplatte schon früher kennen. Von ihr aus verlaufen zwei Stränge nach hinten, umziehen die Mundöffnung und vereinigen sich mit dem Bauchstrang. Dadurch sind die bei den Echiuren besonders umfangreichen Schlundcommissuren gebildet (Fig. 145 u. 146 *sc*).

Fig. 146. Larve von Echiurus (nach Hatschek).

a After, *ab* Analblase, *b* Borstenkränze am hinteren Körperende, *d* Darm, m Mund, *n* Bauchganglienkette, *sc* Schlundcommissur, *sp* Scheitelplatte, *vb* ventrale oder Hakenborsten.

Die mit dem Darm gemeinsam nach aussen mündenden Analblasen (Fig. 145 u. 146) entstehen nicht, wie man glaubte, vom Darm aus, sondern werden im somatischen Blatt des Mesoderms gebildet. Hier liegen sie im Endsegment des Körpers als zwei compacte walzenförmige Gebilde, die sich später aushöhlen und seitlich vom After mit dem Ectoderm in Verbindung treten. Zugleich wachsen sie nach innen vor. Ihr mittlerer Theil erscheint aufgetrieben, und das innere Ende öffnet sich durch einen wimpernden Trichter frei in die Leibeshöhle (Fig. 146 *ab*). Ihre ganze Entstehungsweise documentirt die Analblasen als Nephridien, die erst secundär mit dem Enddarm eine Verbindung eingingen.

Der Darm zeigt nicht mehr eine so bedeutende Weite im Verhältniss zum ganzen Körper, wie man aus der Fig. 146 erkennt, dagegen ist er mehr in die Länge gewachsen und macht mehrfache Windungen, die sich später noch verstärken. Auch äusserlich hat sich die Larve unterdessen verändert, indem ihr Querdurchmesser gegen den Längsdurchmesser zurücktritt (Fig. 145 u. 146). An der Oberfläche machen sich die Reihen von Hautwarzen bemerkbar und es brechen die ganz ähnlich wie bei den Chätopoden in den Borstensäcken (dicht unter dem Ectoderm) gebildeten Hakenborsten nach aussen durch (Fig. 146). — Die weitere Entwicklung besteht vor Allem in einem starken Wachsthum des hinteren Körperabschnittes, der sich dadurch der Wurmform nähert, wie aus dem in Fig. 147 abgebildeten Larvenstadium von Thalassema ersichtlich ist. Auch bei ihm sind die Wimperkränze noch vorhanden. Mit der allmählichen Rückbildung derselben, welche bald eintritt, nähert sich die Larve immer mehr der Gestalt des ausgebildeten Thieres. Der orale und präorale Theil der Larve gestaltet sich zum Kopflappen um, während der hintere Abschnitt noch mehr in die Länge wächst.

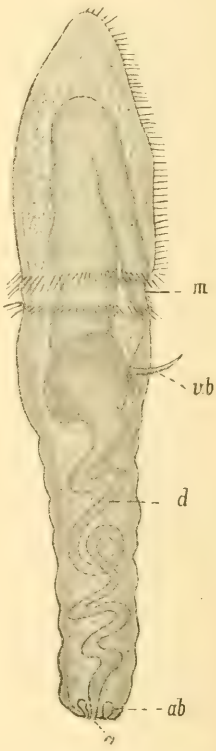


Fig. 147. Späteres Larvenstadium von Thalassema mellita (nach Conn).

a After, *ab* Analblase, *d* Darm, *m* Mund, *vb* ventrale oder Hakenborsten.

3. Larvenform und Metamorphose von Bonellia.

Weniger stark mit der Trochophora übereinstimmend als die Larven von Echiurus und Thalassema ist diejenige von Bonellia, doch lässt auch sie sich auf die Trochophora zurückführen. Offenbar ist sie stark modificirt, wie ihre innere Organisation beweist, die weniger für ein freies Leben geeignet ist. Wir schildern die Entwicklung von Bonellia nach Spengel.

Die anfangs kugelförmige Larve von Bonellia besitzt ausser dem vorderen noch einen hinteren Wimperkranz (Fig. 148 *A*). Der vordere entspricht allem Anschein nach dem vorderen Wimperkranz der Thalassema und Echiuruslarve, zumal auch bei der letzteren in der Umgebung des Afters ein Wimperkranz sich findet. Vorn treten zwei Augenflecke auf (Fig. 148 *A* und *B*). Der Darm ist noch nicht als solcher differenzirt und

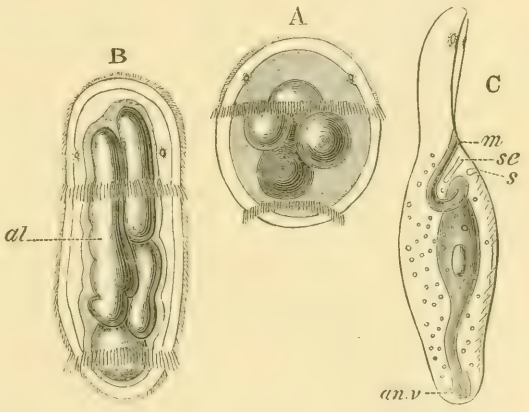


Fig. 148. Entwicklungsstadien von Bonellia (nach Spengel aus Balfour's Handbuch).

A u. *B* Larven mit vorderem und hinterem Wimperkranz. *C* Junge Bonellia.

al Darmcanal, *an. v* Analblase, *m* Mund, *s* Anlage des ventralen Hakens, *sc* Excretionsorgane.

erhält erst später seine Ausbildung. Die Larve streckt sich in die Länge, plattet sich dorsoventral ab und bedeckt sich mit Wimpern (Fig. 148 *B*). Sie hat ein mehr Turbellarien-ähnliches Aussehen, und ihre Gestaltung weist auf eine kriechende Lebensweise hin, die sie auch wirklich führt.

Die weitere Entwicklung der Larve macht sich zunächst in Bezug auf ihre innere Organisation geltend. Vom Ectoderm hat sich das obere Schlundganglion differenzirt, und später kommt auch die Schlundcommissur, sowie der Bauchstrang zur Anlage. Das Entoderm ist zu einer einschichtigen Lage von Zellen geworden, welche die centrale Dottermasse sackförmig umgiebt. An dieser Anlage des Darmes macht sich vorn ein zapfenförmiger Anhang bemerkbar, die erste Andeutung des Oesophagus, der später in der Gegend des vorderen Wimperkranzes (wahrscheinlich hinter demselben) nach aussen durchbricht. Zwischen Ectoderm und Entoderm liegt das Mesoderm, welches sich im grössten Theil des Körpers in ein somatisches und splanchnisches Blatt gespalten hat, während es im Kopfabschnitt eine compacte Masse blasiger Zellen darstellt. Ausser den zu Muskulatur und Peritoneum umgestalteten Mesodermelementen sind noch andere vorhanden, welche in der Leibeshöhle liegen. Diese wandeln sich zu Blutzellen-ähnlichen Gebilden um, welche in der Leibesflüssigkeit flottiren. Damit kommt erst die Bildung einer weiten Leibeshöhle zu Stande. Aus der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle gehen die Gefässe hervor.

Mit den geschilderten inneren Entwicklungsvorgängen hat sich auch eine äussere Veränderung der Gestalt vollzogen. Die Bewimperung des Körpers schwindet grösstentheils, und der vordere Körperabschnitt wächst nunmehr bedeutend in die Länge. Seine noch bewimperte ventrale Fläche senkt sich ein, und er erhält dadurch eine löffelförmige Gestalt (Fig. 148 *C*), wodurch ein ähnliches Stadium wie bei Echiurus zu Stande kommt. Später bilden sich da, wo die Augenflecke liegen, Vorsprünge am Kopflappen. Indem dieselben weiter auswachsen kommt die Zweitheilung des Kopflappens zu Stande, welche das Weibchen von Bonellia auszeichnet.

Von inneren Veränderungen ist noch der weiteren Ausbildung des Darmes zu gedenken, dessen centrale Dottermasse resorbirt wird. An der Basis des Kopflappens bricht die Mundöffnung durch, während der After am Hinterende der Ventralseite zur Anlage kommt. Die Analblasen sollen nach Spengel als Ausstülpungen des Enddarms entstehen (Fig. 148 *C*). Wir sahen, dass bei Echiurus ihre Entstehung anders dargestellt wird und sie demnach eher als Nephridien aufzufassen sind (pag. 206). — Als provisorische Excretionsorgane deutet Spengel ein Paar Schläuche, die hinter dem Munde auftreten (Fig. 148 *C*). Dicht hinter diesen kommen die ventralen Borsten zur Anlage (Fig. 148 *C*).

Auch die erste Anlage des Ovariums wurde von Spengel beobachtet. Dasselbe bildet sich in ganz ähnlicher Weise wie bei andern Anneliden aus der peritonealen Bekleidung der Blutgefässe hervor und zwar hier am hinteren Abschnitt des ventralen Gefässes. Als Leitungsapparat der Geschlechtsproducte dient ein Schlauch, der zwar als Nephridium aufzufassen, von dem aber nicht recht ersichtlich ist, ob und wie er zu den von Spengel beobachteten provisorischen Excretionsorganen in Verbindung steht.

Die bisherige Darstellung der Bonellia-Entwicklung galt nur für die Weibchen. Die Entwicklung der kleinen im Uterus lebenden Männchen gestaltet sich dadurch weit einfacher, dass die Männchen auf der Stufe der bewimperten Larve verharren. Die Larven, welche sich zu Männchen entwickeln, suchen die wimpernde Rinne am Kopflappen der Weibchen auf und setzen sich dort fest. Sie verlieren die beiden Wimperkränze, behalten aber das gleichmässige Wimperkleid. Ihre innere Organisation entspricht im Ganzen derjenigen der Weibchen, nur machen sich gewisse Vereinfachungen geltend; so fehlen z. B. Mund und After. Auch beim Männchen gehen die Genitalproducte aus den Zellen des Peritoneums hervor. Von diesem lösen sich Ballen von Samenzellen los und fallen in die Leibeshöhle, um von hier aus später durch den Trichter des Samenschlauchs aufgenommen zu werden. — Nachdem die Männchen kurze Zeit am Kopflappen des Weibchens verharrten, wandern sie in den Oesophagus ein, um hier ihre Metamorphose zu vollenden. Im Oesophagus fand Spengel bis zu 18 Männchen. Später verlassen sie den Oesophagus und begeben sich in den Uterus, wo gewöhnlich 6—8 oder mehr Männchen angetroffen werden.

Allgemeines.

Bezüglich der Stellung der Echiuriden schliessen wir uns Hatschek's Auffassung an (No. 51), welcher in ihnen eine Abtheilung der Anneliden sieht und sie zu den Chätopoden in Beziehung bringt. Gestalt und innere Organisation der Larven, sowie die Entstehungsweise der Borsten lassen diese Auffassung als völlig gerechtfertigt erscheinen. Wenn eine Segmentirung zwar bei dem ausgebildeten Thier nicht mehr vorhanden ist, so wurde sie doch in entsprechender Weise wie bei den

Chätopoden und Archianneliden in der Larve angelegt. Das Zurücktreten der Segmentirung und die Reduction der Borsten, sowie die enorme Ausdehnung des Kopflappens oder sog. Rüssels lässt die Echiuriden als einigermassen modificirte Formen erscheinen.

III. Dinophilus.

Obwohl die Entwicklung von Dinophilus des Genaueren noch nicht bekannt ist, ziehen wir diese aberrante Gattung dennoch in den Kreis unserer Betrachtung, da das ausgebildete Thier selbst gewissermassen auf dem Stadium einer Annelidenlarve zu stehen scheint.

In seiner äusseren Gestalt (Fig. 149) zeigt Dinophilus auffallende Aehnlichkeit mit gewissen polytrochen Annelidenlarven, so mit denen von Ophryotrocha und einer noch nicht beschriebenen Syllideenlarve, welche wir bei Triest im Auftrieb beobachteten. Diess gilt nicht nur für die Wimperkränze, sowie auch für die Vertheilung der Tasthaare und den ventralen schwanzähnlichen Fortsatz, sondern für den ganzen Habitus des Wurmes überhaupt. Sowohl der Schwanzanhang des Dinophilus wie der betr. Annelidenlarven (Ophryotrocha spec.) ist gegliedert. Dadurch, wie auch durch seine ventrale Stellung erinnert er an den Fuss der Rotatorien, ein Vergleich, der wohl nicht als ganz gegenstandslos erscheint, wenn man an die früher betonte Uebereinstimmung in der Organisation der Trochophoralarve mit derjenigen der Rotatorien denkt (pag. 170). Sollte sich die Angabe als richtig erweisen, dass die fünf Paare von Nephridien, welche dem Dinophilus zukommen (Fig. 149), gegen die Leibeshöhle blind geschlossen sind (E. Meyer), so würden auch in dieser Beziehung Verhältnisse vorliegen, wie sie sich bei den Annelidenlarven und bei den Rotatorien finden. In Bezug auf die übrige Organisation, z. B. den Bau des Nervensystems ist Dinophilus direct mit den Archianneliden verglichen worden.

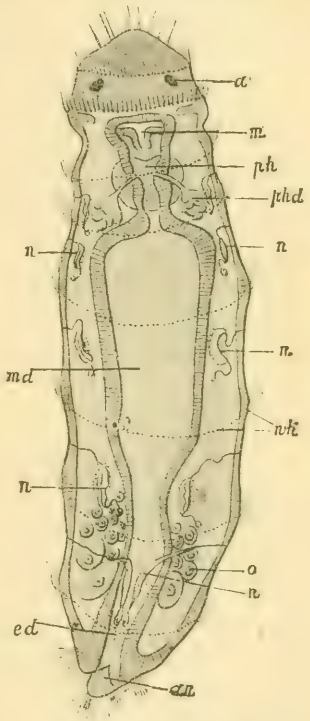


Fig. 149. Weibchen von Dinophilus gyrociliatus (nach E. Meyer aus A. Lang's Lehrbuch der vergl. Anat).
a Auge, *an* After, *ed* Enddarm, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *n* Nephridien, *o* Ovarium, *ph* Pharynx, *phd* Pharyngealdrüsen, *wk* Wimperkranz.

Dinophilus legt seine Eier zu mehreren vereinigt in durchsichtigen gelatinösen Kapseln ab. Bei Dinophilus apatris (gyrociliatus) finden sich in diesen Kapseln ausser grösseren ovalen noch andere, mehrmals kleinere, rundliche Eier, und zwar verhält sich die Zahl der ersteren zu den letzteren ungefähr wie zwei zu eins. Aus den grösseren Eiern gehen die Weibchen, aus den kleineren die Männchen hervor, wenn, wie bei D. apatris (gyrociliatus), eine grosse Verschiedenheit in Gestalt und Grösse beider Geschlechter vorhanden ist (Korschelt).

Die Furchung ist bei beiderlei Eiern eine inäquale und soll nach Korschelt's Angaben, die von Harmer bestätigt werden, zur Bildung einer epibolischen Gastrula führen. Repiachoff beschreibt dagegen für die grossen Eier von D. gyrociliatus, das Auftreten einer Invaginationsgastrula, welche aus einer einseitig verdickten Blastula hervorging. Der Blastoporus scheint zum Mund zu werden. Neben ihm differenziren sich zwei grosse Zellen, welche nach Repiachoff's Beobachtung in das Blastocöl hineinrücken und dort ähnlich wie bei den übrigen Anneliden die beiden Mesodermstreifen erzeugen. Das obere Schlundganglion bemerkt man dicht am Ectoderm anliegend.

Uebrigens scheinen die letzterwähnten Angaben wenig sicher begründet, was aber von der Entwicklung des Dinophilus bekannt ist, stimmt mit der Annelidenentwicklung zusammen, wie ja auch seine ganze Organisation auf die Zugehörigkeit zu den Anneliden hinweist.

Aus der Thatsache, dass bei Dinophilus ein höchst auffälliger Geschlechtsdimorphismus vorkommt, insofern die Männchen weit kleiner und niedriger organisirt sind als die Weibchen, des Darmes, der Augen und segmentalen Wimperkränze entbehren (Korschelt), hat man ebenfalls auf Beziehungen der Gattung Dinophilus zu den Rotatorien geschlossen, doch scheinen diese Schlüsse nicht berechtigt, wenn man sieht, wie bei einigen Arten (D. apatris, bezw. D. gyrociliatus) der erwähnte Geschlechtsdimorphismus auftritt, während bei ganz ähnlich gestalteten Species wie D. vorticoides, gigas und taeniatus (nach O. Schmidt, Weldon und Harmer) die Männchen ganz wie die Weibchen gestaltet sind, abgesehen von den eigentlichen Geschlechtscharacteren.

IV. Myzostoma.

Myzostoma, dieser scheibenförmige, mit paarweise angeordneten hakentragenden Fussstummeln versehene Parasit der Crinoiden, setzt seine Eier in grösseren Massen ab, ohne ihnen besondere Sorgfalt zuzuwenden. Die von einer structurlosen Haut umschlossenen Eier werden ausserhalb des mütterlichen Körpers befruchtet, nachdem sich die beiden Richtungskörper gebildet haben. Die befruchteten Eier fallen zu Boden. Ihre Entwicklung ist von Metschnikoff an Myzostoma cirriferum und später etwas ausführlicher von Beard an Myzostoma glabrum studirt worden. Die inäquale Furchung führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula, von deren sechs inneren Zellen sich die beiden, dem Blastoporus zunächst gelegenen durch ihr dunkleres Aussehen als Mesodermzellen documentiren sollen. Bald nachher treten an den Ectodermzellen rings um die Larve Wimperhaare in büschelförmiger Vertheilung auf, und der eiförmige Embryo durchbricht nunmehr die Eischale. Bald wird seine Gestalt birnförmig. Jetzt tritt in der Gegend des Blastoporus eine Ectodermeinstülpung, die Anlage von Mund und Vorderdarm auf. Dieselbe wächst nach innen vor und verbindet sich mit dem Magen, welcher sich unterdessen aus den reichlich vermehrten Entodermzellen gebildet hat. Am hinteren zugespitzten Ende der Larve entsteht der After. Es ist nicht recht zu ersehen, ob er ebenfalls durch eine Ectodermeinstülpung oder durch blosse Verschmelzung von Ecto- und Entoderm gebildet wird. Vor dem After tritt eine Papille auf, welche später ziemlich umfangreich wird und nunmehr als Ende des Körpers erscheint, während die Afteröffnung dadurch dorsal verlagert wird (Fig. 150). Die folgenden Stadien sind dadurch characterisirt, dass sich die über den ganzen Körper

vertheilte Wimperung auf bestimmte Bezirke zurückzieht. Diese sind erstens das Vorderende des präoralen Körpertheils, welches als Scheitelfeld erscheint und ein Büschel steifer Cilien trägt (Fig. 150), sodann ein dicht hinter dem Mund gelegener Wimperkranz, sowie ein zweiter in der Umgebung des Afters und endlich ein Büschel steifer Cilien an der Spitze des Schwanzanhanges (Fig. 150). Gleichzeitig mit den Veränderungen in der Bewimperung treten zu beiden Seiten des Körpers hinter dem postoralen Wimperring die Anlagen von Borsten auf, welche sich bald bedeutend verlängern und schliesslich ungefähr die Länge der ganzen Larve erreichen.

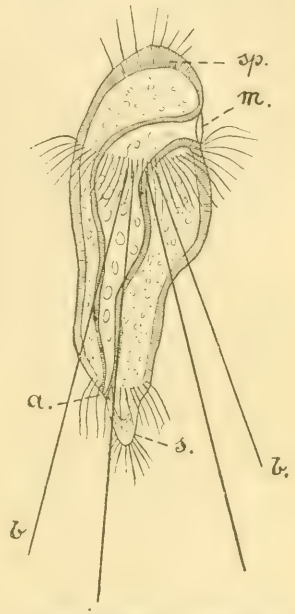


Fig. 150. Larve von Myzostoma glabrum (nach Beard).

a After, *b* Borsten, *m* Mund, *s* Schwanzanhang, *sp* Scheitelplatte.

Es ist nicht zu verkennen, dass diese Larve von Myzostoma eine sehr grosse Aehnlichkeit mit den Annelidenlarven besitzt, wenn auch das Fehlen des präoralen Wimperkranzes, welcher von Beard nicht aufgefunden werden konnte, die völlige Uebereinstimmung mit der Trochophora hindert. Das verdickte Scheitelfeld, die beiden Wimperkränze, die Tasthaare am Vorder- und Hinterende, wie auch die innere Gestaltung der Larve sind ganz Anneliden-ähnlich. Der Schwanzanhang findet sich in ganz übereinstimmender Weise mit Tasthaaren besetzt und als Fortsetzung der Ventralfläche bei den Larven von Telepsavus und Ophryotrocha. Desgleichen weisen die wahrscheinlich in Ectodermsäckchen entstehenden provisorischen Borsten der Myzostomalarve auf die entsprechenden Gebilde einiger Annelidenlarven hin (man vgl. z. B. die Abbildung von Mitraria, Fig. 124, pag. 182). Jedenfalls sind der übereinstimmenden Merkmale zwischen Myzostoma- und Anneliden larven sehr viele, und auch die weitere Entwicklung enthält noch gemeinsame Züge, so die Bildung der Fussstummel und ihrer Borsten- oder Haken-tragenden stummelähnlichen Fortsätze.

Nachdem sich die Larven etwa sieben Tage frei am Grunde der Aquarien bewegt haben, werfen sie die provisorischen Borsten ab und begeben sich an eine Antedon, auf welcher sie wurmartig kriechend angetroffen werden, denn auch die larvale Bewimperung ist unterdessen zurückgebildet worden. Die weitere Ausbildung der Larve ist eine ziemlich einfache. Der Körper, welcher bis jetzt nach vorn breiter und hinten schmäler war (Fig. 150), ändert seine Gestalt in der Weise, dass er nach hinten breit anschwillt und nunmehr vorn schmäler erscheint. Die Hauptveränderungen der Larvengestalt sind durch das Auftreten der Fussstummel gegeben, welches von vorn nach hinten vor sich geht, so wie bei den Polychäten auch. Wie bei diesen die Borsten sollen auch die Haken in Ectodermsäckchen entstehen. Desgleichen dürfte sich eine von vorn nach hinten fortschreitende segmentartige Differenzirung der zwischen Oberhaut und Darm gelegenen dichten Mesodermmasse auf die Segmentirung der Mesodermstreifen bei den Anneliden zurückführen lassen.

Ein grosser Theil dieser Mesodermzellen tritt als Muskulatur in Beziehung zu den Fussstummeln. Andere legen sich an Mittel- und Vorderdarm. Die letzteren bewirken die Bildung des vorstülpbaren Rüssels. Bisher bewahrte der Darmcanal seinen einfachen Character; zur Zeit, da die Bildung der Fussstummel beendigt ist, zeigen sich an ihm Ausstülpungen, und dadurch kommt die verzweigte Gestalt des Darmcanals zu Stande. — Was die Bildung des Nervensystems betrifft, so soll die Scheitelplatte, welche als larvales Centralorgan zu betrachten ist, nach Beard zu Grunde gehen, doch da dieser Forscher das Vorhandensein eines sich allerdings vorfindenden oberen Schlundganglions und Schlundringes nicht erkannte, so ist wohl möglich, dass ersteres aus der Scheitelplatte hervorgeht und dass, wie bei anderen Anneliden, eine Verbindung mit dem als Ectodermverdickung entstehenden Bauchmark auch in Bezug anf die Entwicklung vorhanden ist. Das Bauchmark zeigt nach Nansen und v. Wagner die gewöhnliche Form der mit Quercommissuren versehenen Ganglienkette, besitzt also eine segmentale Anordnung.

Ueber die Entstehung der mesodermalen Gebilde sind die Angaben wenig sichere. Eine eigentliche Leibeshöhle ist nicht vorhanden, sondern sie ist von parenchymatischem Gewebe erfüllt und wird von Muskelfasern durchzogen, doch ist bei den Autoren (Nansen, Beard) von einem Epithel der Leibeshöhle die Rede, aus welchem die Geschlechtsproducte entstehen. So scheint es, als wenn die Hohlräume, welche die Geschlechtsproducte enthalten, den Resten der Leibeshöhle entsprechen. Segmentalorgane sind nicht nachgewiesen, doch werden von Beard die Oviducte, von Nansen die früher als Saugnäpfe bezeichneten, paarweise vorhandenen und bewimperten Einsenkungen der Körperoberfläche für Ueberreste davon gehalten, ohne dass bis jetzt genügende Gründe für diese Auffassung beigebracht werden konnten. — Die Geschlechtsorgane gelangen bei Myzostoma nicht immer in gleicher Weise zur Ausbildung. Ausser den hermaphroditischen Individuen finden sich weit kleinere männliche Thiere (complemental males), welche an jenen leben. Die Thatsache, dass in ihnen auch die Oviducte aufgefunden wurden (Nansen), weist darauf hin, dass man es in ihnen nicht mit eigentlichen getrennt geschlechtigen Individuen (Beard), sondern mit nur unvollkommen entwickelten Hermaphroditen zu thun hat.

Die Stellung, welche wir der Gattung Myzostoma anweisen, scheint durch die Art und Weise ihrer Entwicklung gerechtfertigt zu sein. Dieselbe characterisirt sie als einen allerdings ziemlich abweichenden Zweig des Annelidenstammes, der wohl infolge der parasitischen Lebensweise so starke Abänderungen erlitten hat. Die ihr früher im Anschluss an das Arthropodenreich zugewiesene Stellung musste hinfällig werden, als man die Entwicklung kennen lernte. Die Form der Larven und deren innere Organisation, sowie die Bewimperung, welche auch dem ausgebildeten Thier zukommt, trennt sie streng von den Arthropoden.

V. Hirudineen.

Die Hirudineen legen ihre Eier wie die Oligochäten in Cocons ab, welche auf dieselbe Weise wie bei diesen, nämlich durch ein erhärtendes Secret von Hautdrüsen gebildet werden. Die Cocons zeigen, entsprechend der Grösse der Thiere selbst, verschiedenen Umfang. Beim medicinischen Blutegel werden sie über 2 cm lang. Ebenso differirt ihre Form bei verschiedenen Arten und Gattungen. Die von Hirudo und

Aulastoma sind ellipsoidisch und zeigen noch eine Schicht spongiöser Substanz über der eigentlichen Schale, die sie wahrscheinlich vor dem Vertrocknen schützen soll (Leuckart). Sie werden in die Erde abgelegt. Die abgeplatteten Cocons von Clepsine und Nephelis findet man im Wasser an feste Gegenstände festgeklebt. Clepsine bedeckt den Cocon mit dem Leibe und übt auch fernerhin eine Brutpflege, indem sie die aus dem Cocon geschlüpften Jungen an der Bauchseite befestigt mit sich herumträgt. — Der Cocon enthält gewöhnlich eine grössere Anzahl von Eiern, beim medicinischen Blutegel bis zu 20. Kieferegel und Rüsselegel unterscheiden sich insofern, als die Cocons der ersteren mit Eiweiss gefüllt sind, in welchem sich die Eier eingebettet finden, während bei den Rüsselegeln die Cocons der Eiweissmasse entbehren und die weit umfangreicheren Eier reihenweise und in grosser Anzahl neben und übereinander aufgeschichtet liegen, bei Clepsine z. B. bis zu 200. Dementsprechend sind die Eier der Kieferegel klein u. dotterarm; die Embryonen verlassen auf frühem Entwicklungsstadium das Ei und schwimmen wie die Oligochäten als Larvenformen in der Eiweissmasse des Cocons, von der sie sich nähren. Erst nach mehreren Wochen verlassen sie den Cocon. Die Rüsselegel dagegen, deren grosse und dotterreiche Eier den Embryonen genügende Nahrung bieten, durchbrechen erst auf einer weit höheren Entwicklungsstufe die Eihaut und verlassen auch bald darauf den Cocon.

1. Furchung, Keimblätterbildung und Anlage der äusseren Körperform.

A. Rhynchobdelliden.

Die Furchung der Eier lässt sich infolge des grösseren Eiumfangs am besten bei den Rhynchobdelliden verfolgen und ist wiederholt an Clepsine studirt worden. Nach Whitman entstehen infolge des Einschneidens zweier Verticalebenen zuerst drei kleinere und eine grössere Furchungskugel, die durch ihre Lage bereits die spätere Orientirung des Wurmkörpers andeuten. Die drei kleineren bezeichnen das Vorderende, die grösseren den hinteren Theil des Wurmes. Sodann knospen am animalen Pol vier kleine Blastomeren aus den vier grossen hervor, womit das auch sonst vielfach auftretende Stadium von 4 Makro- und 4 Mikromeren erreicht ist (Fig. 151 *A*). Die weiteren Umwandlungen bestehen darin, dass die hintere grosse Furchungskugel in zwei Blastomeren von ungefähr gleicher Grösse zerfällt (Fig. 151 *B*), von denen Whitman die eine als Neuronephroblast, die andere als Mesoblast bezeichnet, entsprechend ihrem späteren Schicksal. Der Mesoblast zerfällt bald in zwei Zellen, die vorläufig keine bilatral symmetrische Lagerung zeigen, wie man von den Urzellen des Mesoderms erwarten sollte. Die eine von ihnen liegt mehr nach hinten, die andere nach vorn unterhalb der Mikromeren, deren Zahl sich bald vermehrt, wie es scheint, zunächst auf Kosten der Makromeren (Fig. 151 *B*). Mit Ausnahme dieser Production von Mikromeren am animalen Pol, nehmen die vorderen drei Makromeren keinen Antheil an der weiteren Furchung. Sie enthalten den Nährdotter des Eies und liefern später das Zellmaterial für die Bildung des Mitteldarms; sie sind demnach als Entoblasten zu bezeichnen. Zur Zeit, da sich der Neuronephroblast in 8 Zellen theilt, die sich symmetrisch am hinteren Pol lagern (Fig. 151 *C*), treten in den

Entoblasten weitere Kerne auf, ohne dass mit diesem Vorgang eine Zertheilung der Entoblasten selbst verbunden wäre. Ausserdem werden aber einige von Anfang an distincte Zellen von ihnen abgeschnürt, die sich unter die Schicht der Mikromeren anlagern und als die ersten Entodermzellen anzusehen sind. Zu ihnen kommen dann späterhin solche hinzu, welche sich in dem Innern der Entoblasten differenzirt haben, so dass ein Unterschied zwischen beiden nicht mehr zu machen ist.

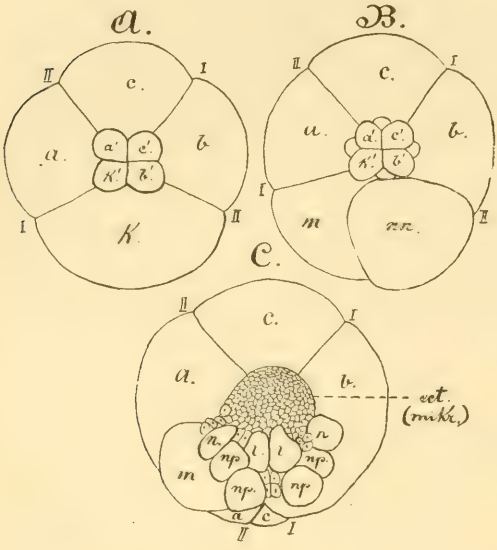


Fig. 151. *A—C* Furchungsstadien von Clepsine, schematisch (nach Whitman).

I und *II* bezeichnen die Richtung der ersten und zweiten Theilungsebene; *a*, *b*, *c* die zu Entoblasten werdenden Makromeren; *k* die den Keimstreifen liefernde Makromere; *a'*, *b'*, *c'*, *k'* Mikromeren, die aus den Makromeren *a*, *b*, *c* u. *k* hervorgingen. *m* Mesoblast, *nn* Neuronephroblast, *n* Neuroblast, *np* Nephroblasten, *l* Polzellen der lateralen Zellreihen des Keimstreifens, *ect* (*mikr.*) Descendenten der Mikromeren.

Der Embryo stellt auf der Stufe, bis zu welcher wir ihn verfolgten, eine solide Zellenmasse dar, gebildet von den drei Makromeren (Entoblasten), welche von der Scheibe der bereits sehr zahlreich gewordenen Mikromeren zum Theil überlagert werden (Fig 151 *C*). Unter den letzteren, also zwischen ihnen und den Entoblasten, liegt bereits eine Anzahl von Entodermzellen, während die im Innern der Entoblasten auftretenden Kerne die Bildung eines weiteren Zellenmaterials für das Entoderm vorbereiten. Am hinteren Pol treten die beiden Gruppen von je vier grösseren Zellen (Neuronephroblasten) hervor (Fig. 151 *C*), und darunter, etwas mehr in die Tiefe gerückt, lagern sich die beiden Mesoblasten, nunmehr ebenfalls in symmetrischer Anordnung, was aus der Figur noch nicht zu erkennen ist.

Die beiden Gruppen von je fünf Zellen am Hinterende sind insofern von grosser Wichtigkeit, als aus ihnen der grösste Theil des Blutegelkörpers hervorgeht. Da sie aber ihren Ursprung auf die hintere der anfänglich vorhandenen vier Makromeren zurückleiten, so ist es diese, welcher der bei weitem umfangreichste Theil des Körpers seine Entstehung verdankt. Jene beiden Zellgruppen ändern sich auf die Weise, dass von jeder der zehn Zellen durch fortgesetzte Theilung nach vorn neue Zellen abgeschnürt werden, ein Vorgang, welcher mit der Vermehrung der Polzellen des Mesoderms bei den Chätopoden zu vergleichen ist und auch zu einem ähnlichen Resultat führt. Es entstehen nämlich jederseits vier nebeneinander liegende Zellenreihen, diejenigen

der Neuronephroblasten und eine etwas tiefer gelagerte, die der Mesoblasten. Alle zusammen bilden die beiden „Keimstreifen", die aber, wie später gezeigt werden soll, nicht ohne Weiteres auf die Mesodermstreifen der Chätopoden zu beziehen sind.

Infolge der reichlichen Zellvermehrung wachsen die Keimstreifen nach vorn aus, und gleichzeitig mit ihnen fortschreitend nimmt auch die Schicht der unterdess bedeutend vermehrten Mikromeren an Ausbreitung zu. So werden die Entoblasten von den Keimstreifen und den Descendenten der Mikromeren allmählich umwachsen. Während die beiden Keimstreifen anfangs divergiren, vereinigen sich ihre Enden später am vorderen Theil des Embryos (Fig. 152 *A*). Nunmehr strecken sie sich,

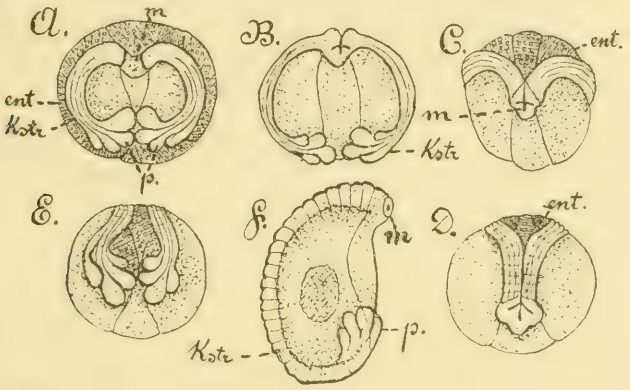


Fig. 152. *A—F* Embryonen von Clepsine, die Ausbildung des Keimstreifens erläuternd (nach Whitman).

Zwischen den Keimstreifen (*kstr*) ist der schon vom Ectoderm überwachsene Theil punktirt. Die Entoblasten (*ent*) sind schraffirt.

m Gegend des Mundes, *p* Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens.

so dass sie ungefähr in der grössten Peripherie des Embryos gelagert erscheinen (Fig. 152 *B*). Ihre weitere Lagenveränderung vollzieht sich dann in der Weise, dass ihr Anfangs- und Endpunkt fixirt erscheint, sie selbst jedoch nach der Ventralseite hinabgleiten und so auf einander rücken, um sich schliesslich in der ventralen Mittellinie zu vereinigen. (Fig. 152 *F*). Die Figur 152 *C*, welche gegen 152 *B* um 90° gedreht erscheint, zeigt den Beginn dieses Vorgangs, während in Fig. 152 *D* die Verschmelzung der Keimstreifen, welche von vorn nach hinten fortschreitet, schon weiter vor sich gegangen ist, Fig. 152 *E* zeigt die dazu gehörige andere Halbkugel und lässt erkennen, dass die Keimstreifen hier noch nicht völlig vereinigt sind. Diess ist jedoch der Fall in Fig. 152 *F*. welche den Embryo in der Profilansicht zeigt.

Indem die von den Mikromeren herstammende Schicht kleiner Zellen dem Wachsthum der Keimstreifen folgt, wird der Embryo von einer oberflächlichen Zellenlage umgeben, welche nach Whitman die Epidermis liefert. Ausserdem soll aber aus diesen Zellen der Kopftheil des Wurmes hervorgehen und zwar vielleicht in entsprechender Weise, wie sich aus den Keimstreifen der Rumpf hervorbildet, denn nur dieser verdankt den Keimstreifen seinen Ursprung (Whitman, Bergh).

Während der geschilderten Vorgänge haben sich auch im Entoderm gewisse Veränderungen vollzogen, welche die Bildung des Mitteldarms veranlassen. Schon früher hatten sich oben von den Entoblasten einige Zellen

abgelöst. Ihnen folgen andere, indem die Kerne aus den Entoblasten an deren Oberfläche steigen, sich mit Plasma umgeben und den schon vorhandenen Zellen in Form eines anfangs flachen, später kubischen Epithels anfügen. Die Bildung des Mitteldarms beginnt am Vorderende, um von da aus besonders rasch an der Ventralseite nach hinten fortzuschreiten. Schliesslich umgiebt der fertig gebildete Mitteldarm die nunmehr zum Werth blossen Nahrungsdotters herabgesunkenen Entoblasten. Am Vorderende verbindet sich mit dem Mesenteron der als Ectodermeinstülpung entstandene Pharynx. Schon sehr früh erscheint in der Gegend der zuerst gebildeten Ectodermzellen (Mikromeren) eine leichte Einsenkung, welche in späteren Stadien dahin zu liegen kommt, wo sich die beiden Keimstreifen treffen (Fig. 152 *m*). Diese Grube bezeichnet die spätere Pharyngealeinstülpung. Letztere tritt als eine solide Wucherung des Ectoderms auf, welche in jener Grube gelegen ist. Später höhlt sie sich aus und verschmilzt mit dem Entoderm. Dieses kleidet einen Theil des Rüssels aus, während der übrige Theil des Rüssels und die Rüsselscheide vom Ectoderm gebildet wird. Der After entsteht erst später.

Wenn der Embryo soweit entwickelt, d. h. wenn die Umwachsung vollendet ist und seine Oberfläche ganz geschlossen erscheint, verlässt er das Ei und bald auch den Cocon, um an der Bauchseite der Mutter angeheftet seine weitere Ausbildung zu erfahren. Im Bezug auf die äussere Körperform besteht dieselbe darin, dass sich an ihr eine Segmentirung zu erkennen giebt, welche auf die Gliederung der Keimstreifen zurückzuführen ist (Fig. 152 *F*). Diese Gliederung tritt in ähnlicher Weise wie bei den Chätopoden, nämlich von vorn nach hinten fortschreitend auf. — Ausserdem ändert sich die Gestalt dadurch, dass der anfangs am Rücken flache und an der Bauchseite stark gekrümmte Körper (Fig. 152 *F* u. 153) durch stärkeres Wachsthum der dorsalen Theile an der Bauchfläche gerade gestreckt und eben wird, während die Dorsalseite die bekannte Wölbung annimmt. Am hinteren Theil des Körpers, der um diese Zeit aus 33 Segmenten besteht, vereinigen sich die 8 letzten zur Bildung des hinteren Saugnapfes (Fig. 153). Dorsal von diesem entsteht der After durch Verschmelzung von Entoderm und Ectoderm.

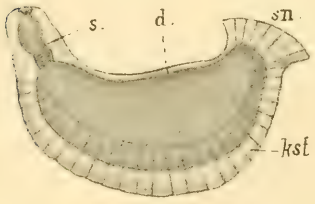


Fig. 153. Embryo von Clepsine (nach Rathke und Whitman).

d Darm, *kst* Keimstreifen, *s* Schlund, *sn* Saugnapf.

Es frägt sich, wie man die Bildung der Keimblätter auffassen soll. Whitman rechnet die durch Theilung des Neuronephroblasts entstandenen Zellen dem Ectoderm zu (Fig. 151 *C*), dann erschiene die Umwachsung der Makromeren durch die Schicht kleiner Zellen und die Keimstreifen als Bildung einer epibolischen Gastrula, wie sie auch von Balfour aufgefasst wird. Als Mesoderm würde zunächst die untere, aus den Mesoblasten hervorgehende Schicht der Keimstreifen erscheinen, obwohl auch deren obere Lage, indem sie von den kleinen Zellen überwachsen wird, bald ins Innere zu liegen kommt. Diese Vorgänge erinnern einigermassen an diejenigen bei Rhynchelmis, bei welchem Oligochäten anfangs die Mesomeren im Bereich

des Ectoderms liegen und Theilungsproducte an dieses abgeben. Vielleicht werden genaue Untersuchungen dieses Punktes noch grössere Uebereinstimmungen ergeben. Vorläufig sind die Keimstreifen der Hirudineen und die Mesodermstreifen der Oligochäten nicht als homologe Gebilde zu betrachten, da sich beide aus verschiedenartigen Elementen zusammensetzen. Allerdings tritt Kleinenberg für eine Antheilnahme des Ectoderms bei der Bildung der Mesodermstreifen ein, und Wilson findet sogar bei den Oligochäten dieselben Zellstreifen wieder, welche die Keimstreifen der Hirudineen zusammensetzen (vgl. oben pag. 195).

Wenn man solche Stadien der Embryonen von Clepsine und Lumbricus wie die in Fig. 153 (pag. 216) und Fig. 132 (pag. 189) abgebildeten vergleicht, so gelangt man zu dem Ergebniss, dass Vorgänge, welche zu so ähnlichen Bildungen führen, ursprünglich gleichartiger Natur waren, wenn sie auch jetzt in den Einzelheiten verändert erscheinen.

B. Gnathobdelliden.

Eine genaue Untersuchung der Eifurchung von Nephelis ist durch Bütschli gegeben worden, doch hängt es mit der geringen Grösse der Eier zusammen, dass wir trotzdem über Furchung und Keimblätterbildung der Gnathobdelliden nicht so genau orientirt sind wie über die entsprechenden Vorgänge bei den Rhynchobdelliden. Jedenfalls scheinen zwischen beiden Gruppen gewisse Unterschiede zu bestehen.

Auch bei Nephelis tritt ein aus vier Makro- und vier Mikromeren bestehendes Furchungsstadium auf, doch sollen die letzteren nicht von allen vier, sondern nur von drei Makromeren abstammen, während sich die vierte hintere Furchungskugel vorläufig passiv verhält. Jene drei Makromeren liefern denn auch weiterhin drei kleine Zellen, welche sich ähnlich wie bei Clepsine unterhalb der zuerst gebildeten Mikromeren anordnen und als die ersten Entodermzellen erscheinen. Nunmehr theilt sich auch die vierte der Makromeren in zwei grosse Furchungskugeln, welche Whitman als entsprechend dem Neuronephroblast und Mesoblast bei Clepsine deutet. Von ersterem würde nach dieser Auffassung, welcher auch Bergh zuneigt, die oberflächliche Lage, von letzterem hingegen die untere Schicht der Keimstreifen abzuleiten sein. Mit den Vorgängen bei Clepsine stimmt nicht überein, dass der „Neuronephroblast“ noch zwei kleine Zellen bilden soll, die sich den schon vorhandenen vier Ectodermzellen beifügen. „Neuronephroblast“ und „Mesoblast“ theilen sich je in zwei Zellen, die symmetrisch zur Mittellinie gelagert sind. — Die Makromeren wölben sich mit ihren Rändern mehr oder weniger über die kleinen Furchungskugeln empor, so dass diese zuweilen ganz in sie eingebettet erscheinen, ein Vorgang, der sich in ähnlicher Weise auch bei Clepsine vollzieht. — Weiterhin liess sich das Schicksal der einzelnen Blastomeren nicht mehr verfolgen, doch ist zu vermuthen, dass sie sich in ähnlicher Weise wie bei Clepsine weiter differenziren. Jedenfalls werden auch hier zwei „Keimstreifen“ gebildet (Fig. 154), die sich von hinten nach vorn erstrecken und sich dort (in der Gegend des späteren Mundes) vereinigen. Wichtig und für die ganze Gestaltung des Embryos bedeutsam sind zunächst die Umbildungen des Entoderms. Zu den zuerst von den drei Makromeren gebildeten Entodermzellen haben sich weitere gesellt, die wohl auch von diesen geliefert wurden. Das Entoderm liegt jetzt in Form zweier Zellreihen den Makromeren auf, (Fig. 154 *A*), welche nunmehr eine Art von Nahrungsdotter darstellen. Umgeben und zum Theil überdeckt sind sie von den Keimstreifen, während das

sich jetzt rascher vermehrende Ectoderm den Vordertheil des Embryos überdeckt. Bald entsteht ein centraler Spalt (die Anlage der Mitteldarmhöhle) zwischen den Entodermzellen, die sich auf Kosten der Dotterzellen vergrössern (Fig. 154 *A* und *B*). Diese letzteren werden mehr an das Hinterende des Embryos gedrängt und schliesslich von dem sich auch nach hinten ausbreitenden Ectoderm überwachsen (Fig. 154 *B* und Fig. 156). Die Makromeren werden also hier nicht wie bei Clepsine in das Innere des Darmes aufgenommen, sondern bleiben ausserhalb desselben liegen, werden aber dort ebenfalls allmählich resorbirt. Am Vorderende des Embryos entstehen zuletzt in Form einer Ectodermeinstülpung, die sich mit dem Darm verbindet, Mund und Pharynx (Fig. 154 *B*).

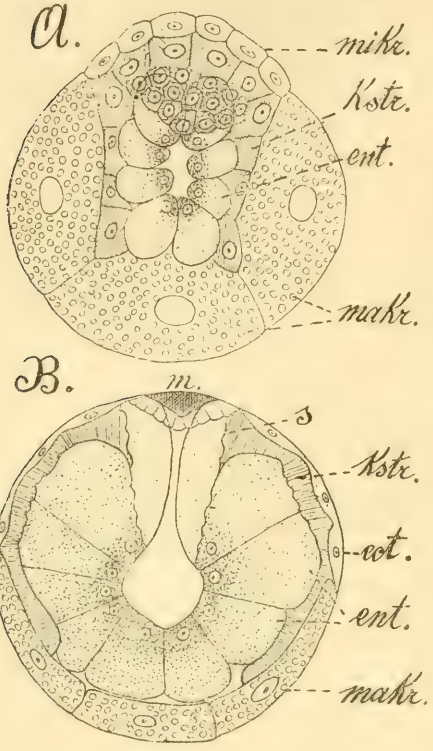


Fig. 154. *A* und *B* Furchungsstadium und Embryo auf dem Stadium des Ausschlüpfens von Nephelis vulgaris (nach Bütschli).

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *kstr* Keimstreifen, *makr* Makromeren, *mikr* Mikromeren, *m* Mundöffnung, *s* Schlund.

2. Die Larven der Gnathobdelliden.

Die Embryonen der Kieferegel durchbrechen die Eihaut auf einem Stadium, in welchem sie kugelförmig oder oval gestaltet sind und ungefähr die Ausbildung besitzen, wie sie aus Fig. 154 *B* zu erkennen ist. Der noch höchst einfach gebaute Schlund führt in den Darm, welcher sich auszuweiten beginnt. Das Ectoderm hat die Mikromeren meist noch nicht ganz überwachsen. Zwischen ihm und dem Entoderm liegen die „Keimstreifen". Man sieht, dass die Ausbildung eine weniger hohe ist, als sie der ausschlüpfende Embryo von Clepsine besitzt. Während dieser sich direct zum Wurm gestaltet, durchläuft der Embryo der Kieferegel ein längeres Larvenleben. Wie die Larven der Oligochäten schwimmen auch die der Gnathobdelliden in dem Eiweiss des Cocons und nehmen dieses durch Schluckbewegungen in den Darm auf. Zu diesem Zweck entwickelt sich ein provisorisches Organ, nämlich der mit kräftiger Muskulatur versehene Schlund (Fig. 154 *B* u. 156 *s*). Doch besitzt die Larve noch andere provisorische Bildungen, welche bei Clepsine gänzlich fehlen. Bei Nephelis entwickelt sich ein Kopfzapfen, der dicht mit Wimpern besetzt ist (Fig. 156). Diese Bewimperung erinnert an diejenige, wie sie bei den Larven der Oligochäten auftritt, zumal sie sich auch ähnlich wie bei Lumbricus trapezoides auf die Ventralseite fortsetzt und hier in der Mittellinie der ganzen Bauchfläche

zu finden ist (Robin). Wie die Larven der Oligochäten besitzen auch die der Gnathobdelliden provisorische Excretionsorgane, die jenen zu vergleichen sind, wenn sie auch in anderer Gestalt und Zahl auftreten. Bei Nephelis sind zwei (Fig. 156 un_1 und un_2), bei Hirudo drei, bei Aulastoma vier Paare von Urnieren vorhanden. Bei letzterer Form findet man sie an der Ventralfläche der Larve, seitlich von den Keimstreifen, gelegen. Nach Bergh nehmen sie von letzteren aus als anfangs einreihige, später mehrreihige Zellwucherungen ihren Ursprung (Fig. 155), lösen sich dann später von den Keimstreifen ab und stellen nun ungefähr ringförmige, aus zwei Zellreihen bestehende Gebilde dar (Fig. 156 un_1). Diese beiden Zellreihen differenziren sich später in der Weise, dass sie aus zwei nebeneinander herlaufenden Canälen bestehen, von denen der eine als der stärkere Hauptcanal erscheint, der andere schwächere ihn mehrfach umwindet (Fig. 156 un_1). An der Umbiegungsstelle gehen beide Canäle ineinander über, stellen also in Wirklichkeit nur einen Canal dar. Eine Wimperung ist in den Canälen nicht beobachtet worden. Bei Nephelis ist nicht nur der ringförmige, um sich selbst aufgewundene Canal vorhanden, sondern derselbe setzt sich in einen Gang fort, der gewissermassen als Ausführungsgang des Organs erscheint und auch von Bergh einem solchen verglichen wird, derart, dass die beiden Urnieren den zwei Schenkeln der Urniere von Polygordius entsprächen und jene Gänge zu der Vereinigungsstelle beider führen würden. Nun sind bei Hirudo drei, bei Aulastoma vier Urnieren vorhanden, und vom medicinischen Blutegel beschreibt Leuckart sogar die Mündung derselben nach aussen, doch konnte eine solche von Bergh nicht constatirt werden.

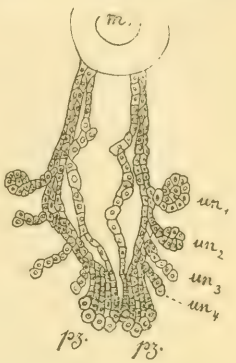


Fig. 155. Entstehung der Urnieren ($un_1 - un_4$) vom Keimstreifen („Rumpfkeim“) aus; *m* Mund, *pz* Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens von Aulastoma gulo (nach Bergh).

Mit den definitiven Excretionsorganen sollen die Urnieren der Hirudineen nach Bergh nichts zu thun haben, da jene sich erst am Keimstreifen anlegen, nachdem sich die Urnieren bereits früher von demselben abgelöst haben (vgl. auch pag. 222).

Wie die Urnieren werden auch andere Organe der Larve bei deren Verwandlung in den fertigen Wurm rückgebildet. Unter der Epidermis der Larve findet sich eine aus Längs- und Ringsfasern bestehende Muskulatur, die in der Umgebung des Mundes zu einem stärkeren Ringsmuskel anschwillt. Zwischen den Muskelfasern findet Bergh spindelförmige und verzweigte Zellen, die er für nervöser Natur hält. Diese gesammte Larvenhaut soll nach Bergh bei der Metamorphose abgeworfen werden, und der ganze Körper des Blutegels mit einziger Ausnahme des Mitteldarms entsteht aus den sog. Kopf- und Rumpfkeimen, von denen später noch die Rede sein wird. Dabei schliesst sich auch der Mund. Der provisorische Schlund der Larve wird durch einen definitiven ersetzt. Näheres über diese Vorgänge soll noch bei Behandlung der Organbildung mitgetheilt werden.

3. Die weitere Ausbildung des Körpers. Anlage von Kopf und Rumpf.

Schon bei den Chätopoden trat ein Gegensatz von Kopf und Rumpf hervor, welcher sich in dem Verhalten des Mesoderms zu erkennen gab und allem Anschein nach auch in der Bildungsweise des Nervensystems seinen Ausdruck fand. Bei den Hirudineen ist dieser Gegensatz ein noch weit entschiedenerer, indem die Anlage des Nervensystems von Kopf und Rumpf eine getrennte ist und die sog. Keimstreifen wohl keinerlei Antheil an der Ausbildung des Kopfes nehmen. Nach Bergh's Untersuchungen, welche in gewisser Weise frühere Befunde von Leuckart und Semper bestätigen und weiterführen, sind ausser den „Keimstreifen", welche wir bereits früher kennen lernten und welche von Bergh als Rumpfkeime bezeichnet werden, noch zwei sog. Kopfkeime vorhanden. Diese Kopfkeime, deren erster

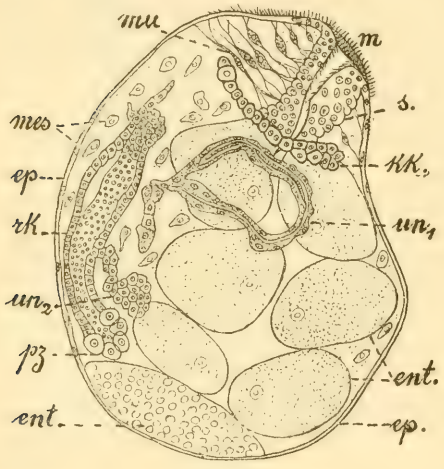


Fig. 156. Längsschnitt einer Larve von Nephelis (nach Bergh). *ent* Entodermelemente, *ep* provisorische Epidermis, *kk* „Kopfkeim", *m* Mundöffnung, *mes* einzelne Mesodermzellen, *mu* Muskelzellen, *pz* Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens (resp. Rumpfkeimes), *rk* „Rumpfkeim", *s* provisorischer Schlund, un_1 und un_2 Urnieren resp. Anlagen derselben.

Ursprung noch dunkel ist, liegen zwischen Schlund und Epidermis als zwei Zellencomplexe, die sich vereinigen, indem ein verbindender Zellenstrang von dem einen zu dem anderen hinüberzieht (Fig. 156). Aus diesen Kopfkeimen soll der ganze Kopfabschnitt gebildet werden, auch die Epidermis, denn die jetzt vorhandene (Fig. 156 *ep*) ist nur provisorischer Natur. Ganz ebenso soll aus den Rumpfkeimen der gesammte Rumpf (mit Ausnahme des Mitteldarms) hervorgehen. Kopf- und Rumpfkeime vereinigen sich in der Umgebung des Mundes. Somit wäre in der Anlage des Körpers eine entschiedene Differenz zwischen Kopf und Rumpf gegeben.

Auch Whitman nimmt einen principiellen Unterschied zwischen Kopf- und Rumpfabschnitt an und ist geneigt, den Ursprung des ersteren auf die zuerst gebildeten vier Mikromeren zurückzuführen, doch ist die Differenz bei der von Whitman beobachteten Clepsine keine so auffällige, indem hier die Epidermis nicht abgeworfen wird.

Wenn sich der definitive Körper des Blutegels wirklich aus vier Anlagen hervorbildet, so liegt die Vergleichung mit der Bildung des Nemertinenkörpers aus dem Pilidium, die von Bergh versucht wurde, nahe. Auch beim Pilidium wird ja die Larvenhaut abgeworfen werden, und der

Körper geht aus mehreren gesonderten Anlagen hervor, von denen diejenigen des Mesoderms in der Vierzahl (zwei im Kopf- und zwei im Rumpftheil) auftreten (vgl. pag. 145). Doch scheinen diese Vorgänge, soweit sie überhaupt bekannt sind, bei Nemertinen und Hirudineen doch zu wenig übereinstimmend zu verlaufen, um eine Vergleichung zu rechtfertigen.[1]) Auch die weitere Ausbildung der „Kopf- und Rumpfkeime", welche bei den Nemertinen als Ectodermeinstülpungen und Anlagerungen von Mesenchymzellen, bei den Hirudineen als frühzeitige Differenzirungen embryonaler Zellen entstehen, zeigt wenig Uebereinstimmung, abgesehen davon, dass die Anneliden- und Nemertinenlarven selbst nur recht geringe Aehnlichkeit besitzen.

4. Die Bildung der Organe.

Die Körperdecke. Auf früher Stufe der Embryonalentwicklung umwächst die Schicht kleiner Zellen die Keimstreifen sowie Makromeren und bildet so die Epidermis. Diese Epidermis, unter welcher sich wohl von den Keimstreifen her bereits Muskeln ausgebildet haben, geht bei Clepsine in diejenige des ausgebildeten Wurmes über, während sie bei den Kieferegeln sammt der zugehörigen Muskulatur allmählich veröden und durch eine neue Epithellage ersetzt werden soll, die sich aus der oberflächlichen Schicht der „Kopf- und Rumpfkeime" bildet. Diese haben sich in der Umgebung des Mundes vereinigt, und so ist der ganze Körper von der neuen Epidermis überdeckt. Zugleich bildet sich aus den Kopf- und Rumpfkeimen die Körpermuskulatur. Die Reste der Larvenhaut werden schliesslich abgeworfen.

Nach den von Whitman für Clepsine und von Bergh für Aulastoma und Nephelis gegebenen Darstellungen erscheint die Epidermis des Wurmes in beiden Gruppen nicht als homologe Bildung und beide entfernen sich dadurch von einander, dass die Larvenhaut in der einen Gruppe direct in das ausgebildete Thier übernommen, in der anderen dagegen abgeworfen und durch eine Schicht von andersartiger Herkunft ersetzt wird. Eine Vermittlung soll übrigens auch bei Clepsine vorhanden sein, indem nach Whitman zwei Zellen der Keimstreifen an der Bildung der Epidermis theilnehmen, doch stellt Whitman ausdrücklich in Abrede, dass dieselbe nur aus ihnen hervorgehe.

Bei Clepsine entwickelt sich zwischen dem unterhalb des Schlundes gelegenen Ganglion und der Epidermis aus der letzteren ein Complex grosser und zahlreicher Drüsenzellen, deren Secret dazu dient, die ausgeschlüpften Jungen an der Mutter festzuheften, so lange die Saugnäpfe noch nicht ausgebildet sind (Whitman).

Das Nervensystem. Ectodermale und mesodermale Elemente sind bei der Entwicklung der Hirudineen schwer auseinander zu halten. So lassen sich auch die Keimstreifen als aus beiderlei Elementen gebildet auffassen (Whitman). Wie wir sahen, setzt sich jeder Keimstreifen aus vier oberflächlichen und einer tiefer gelegenen Zellreihe zusammen (Fig. 151 *C*). Aus der innersten Reihe jedes Keimstreifens geht die Bauchganglienkette hervor. Die Zellen vermehren sich, und dadurch entsteht aus der einfachen Reihe ein aus mehreren Lagen bestehender Zellenstrang. Von vorn nach hinten tritt an diesem eine Segmentirung auf. Ausserdem differenziren sich mittlere und seitliche Partieen an den einzelnen Zellencomplexen und beide Stränge verbinden sich in der Mittellinie. So entstehen die Ganglien und ihre Commissuren.

[1]) Es muss hinzugesetzt werden, dass Bergh dieser immerhin naheliegenden Vergleichung später selbst keinen Werth mehr beilegte.

Wie Whitman leitet auch Bergh die Bauchganglienkette von den Keimstreifen her, nur dass nach ihm auch die definitive Epidermis aus derselben Quelle stammt und demnach das Nervensystem erst unter dieser seinen Ursprung nimmt.

Eine von der geschilderten abweichende Ansicht hat Nusbaum über die Entstehung des Nervensystems (No. 75). Sowohl Bauchganglienkette wie Gehirn leitet er von einer Verdickung des Ectoderms, d. h. von der primitiven Epidermis her und huldigt damit einer Auffassung, welche auch (wohl mehr in Folge theoretischer Erwägungen) von Kowalevsky und Balfour vertreten wurde. Die Angaben Nusbaum's über diese und andere Entwicklungsvorgänge der Hirudineen stimmen so wenig mit den Angaben der anderen Autoren auf diesem Gebiet zusammen, dass hier ein Eingehen auf sie vermieden werden muss.

Die Entstehung des oberen Schlundganglions wird dadurch eingeleitet, dass sich in den Kopfkeimen unterhalb der die Epidermis liefernden Schicht eine compacte Zellenmasse abgrenzt, in welcher bald die Punktsubstanz zu erkennen ist (Bergh). Die Anlage von Gehirn- und Bauchganglienkette würde demnach eine getrennte sein, und erst mit dem Zusammenwachsen der „Kopf- und Rumpfkeime" vereinigen sich beide durch Bildung der Schlundcommissur.

Die Nephridien. Nach Whitman sind es die beiden mittleren Zellreihen jedes Keimstreifens[1]), aus denen die Nephridien hervorgehen, und zwar findet Whitman im Gegensatz zu Bergh (vgl. oben pag. 219) eine gewisse Uebereinstimmung zwischen Urnieren und bleibenden Nephridien, indem beide aus denselben Theilen, eben aus den mittleren Reihen des Keimstreifens entstehen. Allerdings sind bei den Rhynchobdelliden selbst, welche Whitman untersuchte, Urnieren nicht vorhanden. Die Entstehung der Nephridien aus einem zusammenhängenden Zellenstrang, die übrigens in gleicher Weise von Wilson für Lumbricus beschrieben wird, erinnert an die von Hatschek vertretene Auffassung, dass bei Criodrilus die bleibenden Nephridien aus einem Zellenstrang im somatischen Blatt des Mesoderms entstehen (vgl. oben pag. 196).

Die Ausbildung der Nephridien erfolgt von vorn nach hinten, indem der Zellenstrang mehrschichtig wird und eine segmentale Gliederung erfährt. Wie die Nephridien aus den so entstandenen Zellencomplexen hervorgehen, ist noch nicht genauer festgestellt. Angelegt wird in jedem Segment ein Paar von Nephridien, die jedoch nicht alle zur Ausbildung gelangen, da beim fertigen Wurm nur 16 Paare vorhanden sind.

Die Leibeshöhle und ihre Auskleidung. Muskulatur. Blutgefässe. Aus den beiden tiefer gelegenen Zellreihen des Keimstreifens, deren Polzellen wir als Mesoblasten kennen lernten, geht die peritoneale Auskleidung der Leibeshöhle, sowie die Körper- und Darmmuskulatur hervor. Die beiden Zellreihen haben sich durch rege Vermehrung ihrer Elemente in umfangreiche Zellstränge verwandelt. Diese erfahren in der Richtung von vorn nach hinten eine Gliederung. Die so entstandenen Ursegmente dehnen sich gegen den Rücken zu aus, und in ihnen treten Höhlungen auf. Letztere entsprechen den Segmenthöhlen der Chätopoden. Nach völliger Umwachsung des Darms sollen sie zusammenfliessen und den zum lacunären Theil des Blutgefässsystems gerechneten Marginalsinus bilden (Whitman). Nach anderer Auffassung

[1]) Das Schicksal der vierten, äusseren Zellenreihe ist Whitman unbekannt geblieben.

bleiben jedoch beide Höhlen getrennt und stellen den beiderseitigen Lateralsinus dar. Die übrigen Vorgänge: die Bildung der Septen, der Darm- und Körpermuskulatur scheinen in ähnlicher Weise zu verlaufen, wie bei den Chätopoden. Die Leibeshöhle kann durch Wucherung der Mesodermelemente eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren. Bei den Rüsselegeln zeigt sich die Leibeshöhle noch wohl entwickelt und mit einem deutlichen Peritonealepithel versehen, während sie bei den Kieferegeln fast ganz zurücktritt (Bourne). Dass Abschnitte der Leibeshöhle zu Theilen des Blutgefässsystems umgewandelt werden, wurde bereits früher erwähnt. Von dem dorsalen und ventralen Blutgefässstamm ist angegeben worden, dass sie vom splanchnischen Blatt aus, durch Spaltung desselben ihren Ursprung nehmen.

Die Genitalorgane sind wohl mesodermatischen Ursprungs, doch lauten die Angaben, welche über ihre Entstehung gemacht werden, wenig sicher.

Der Darmcanal. Sowohl bei den Rüssel- wie Kieferegeln lernten wir bereits die Entstehung des Mitteldarms aus den drei Entoblasten kennen. Diese liefern eine aus umfangreichen Zellen gebildete Blase, welche die in ihr eingeschlossenen oder ausserhalb von ihr liegenden Entoblasten allmählich resorbirt und sich durch eine Ectodermeinstülpung mit der Aussenwelt in Verbindung setzt (vgl. pag. 216 u. 218). Der Schlund, welcher so zu Stande kommt, zeigt ein verschiedenes Verhalten, je nachdem die Entwicklung eine directe oder indirecte ist. Im ersteren Falle geht der durch Zusammenwirken von ecto-, ento- und wohl auch mesodermatischen Theilen entstandene Schlund direct in Oesophagus, Pharynx und Rüsselscheide des ausgebildeten Thieres über. Der Darm erhält seine definitive Gestalt, indem die Dissepimente gegen ihn vorwachsen und dadurch die blindsackartigen Ausbuchtungen des Darms hervorbringen. Zugleich wird der Darm mit seiner Muskulatur versehen. Bei Clepsine sind sechs Paare solcher Divertikel am Darm vorhanden; das siebente Paar wächst nach hinten durch fünf Segmente aus und erhält infolgedessen ähnliche Einschnürungen wie der Darm selbst. Der Endtheil des Darms setzt sich gerade gestreckt nach hinten fort und verbindet sich mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters.

Weniger einfach liegen die Verhältnisse bei den Kieferegeln. Hier ist der zuerst gebildete Schlund provisorischer Natur und functionirt nur beim Aufnehmen der Eiweissnahrung. Nachdem dieses Geschäft erledigt ist, wird er rückgebildet; der Mund schliesst sich infolge des Verwachsens der „Kopf- und Rumpfkeime“ (Bergh). An derselben Stelle bildet sich eine Einstülpung der vereinigten Kopf- und Rumpfkeime, die Anlage des definitiven Schlundes, welche in den Larvenschlund hineinwächst und sich mit dem Entoderm verbindet, während das Gewebe des alten Schlundes allmählich resorbirt wird. Im Pharynx entstehen als faltenförmige, von derber Cuticula überzogene Erhebungen die Kiefer (Leuckart). Durch eine ringförmige Aufwulstung der oberflächlichen Körperschicht bildet sich der Mundsaugnapf. Die Ausbildung des Mitteldarms vollzieht sich in ähnlicher Weise, wie schon oben von Clepsine geschildert wurde. Dagegen legt sich nach Bergh's Beobachtung der Enddarm bei den Kieferegeln als eine solide Wucherung des Gewebes der „Rumpfkeime“ an, die sich später aushöhlt und mit dem Entoderm vereinigt. Eine solche Entstehungsweise stimmt mit Bergh's ganzer Auffassung zusammen, nach welcher der gesammte Blutegelkörper mit

alleiniger Ausnahme des Mitteldarms aus den sog. Kopf- und Rumpfkeimen gebildet wird.

Die Rück- und Neubildung des Schlundes bei den Gnathobdelliden erinnert an den von Kleinenberg beschriebenen Ersatz des larvalen Stomodäums durch einen definitiven Schlund bei Lopadorhynchus, wenn auch dort die Umwandlung in anderer Weise vor sich geht.

Allgemeines.

Die Entwicklung der Hirudineen weist zweifellos darauf hin, dass man es in ihnen mit Anneliden zu thun hat. Obwohl in Einzelheiten verschieden, so zeigt doch der ganze Gang der Entwicklung Uebereinstimmung mit derjenigen der Chätopoden und zumal der Oligochäten. Die sog. Keimstreifen der Hirudineen und die Mesodermstreifen der Chätopoden erscheinen zwar nicht als homologe Gebilde, aber ihre ganze Anlage, ihr Verhältniss zum Embryonalkörper überhaupt, sowie ihre spätere Ausbildung weist darauf hin, dass beide auf gleichartige Bildungen zurückzuführen sind und dass bei den Hirudineen nur insofern eine Modifikation eingetreten ist, als der einfachere Mesodermstreifen durch Hinzutreten ectodermaler Theile eine complicirtere Gestaltung annahm. Ihrem Entwicklungsmodus nach erscheinen die Hirudineen gegenüber den Chätopoden als weniger ursprüngliche Formen.

Wie die Entstehungsweise der einzelnen Organsysteme, zumal der Leibeshöhle, des Nerven- und Excretionssystems, die Blutegel als Anneliden erkennen lässt, so ist diess auch in Bezug auf ihren anatomischen Bau der Fall. Es soll diess nur deshalb hervorgehoben werden, weil man verschiedentlich nach directen Beziehungen zwischen Hirudineen und Plattwürmern gesucht hat. Auffällig scheint in dieser Beziehung nur der Bau der Genitalorgane und seine Aehnlichkeit mit denjenigen der dendrocölen Turbellarien. Es wäre höchst wünschenswerth, in Bezug auf diesen Punkt Genaueres als bisher zu erfahren.

Kurz zusammengefasst, muss gesagt werden, dass sich die Hirudineen in Bau und Entwicklung den Chätopoden gegenüber als höher entwickelte Formen documentiren, welche mancherlei secundäre Abänderungen erkennen lassen.

VI. Branchiobdella.

Die systematische Stellung von Branchiobdella erscheint noch nicht sichergestellt. Gründe anatomischer Natur sprechen dafür, dass diese Form den Oligochäten zuzurechnen ist und nur infolge ihrer parasitischen Lebensweise gewisse Merkmale, so z. B. den hinteren Saugnapf, angenommen hat, welche sie den Hirudineen ähnlich erscheinen lassen (Voigt, Vejdovsky). Die Entwicklung zeigt in einigen Zügen Aehnlichkeit mit derjenigen der Hirudineen, doch ist sie im übrigen eine so eigenartige, falls wir uns auf die Berichte Salensky's verlassen können, dass daraus weder auf die Zugehörigkeit von Branchiobdella zur einen, noch zu der anderen Abtheilung der Anneliden geschlossen werden kann.

Branchiobdella legt ihre Eier, umgeben von einer festen Hülle, die nur ein einziges Ei enthält, an die Kiemen des Krebses ab, wo sie vermittelst eines Stiels, in welchen die Eihülle ausläuft, befestigt sind. Ein eigentlicher Cocon wie bei den Oligochäten und Hirudineen ist

nicht vorhanden, obwohl das Ei wie bei jenen noch von einer besonderen Hülle umgeben, die äussere Hülle also doch vielleicht dem Cocon gleichwerthig ist.

Bei der Furchung und Keimblätterbildung zeigen sich Verhältnisse, welche denen der Hirudineen und Oligochäten nicht gleichen, aber vielleicht noch am ehesten zu letzteren in Beziehung gebracht werden können. Wir beginnen mit dem Stadium, in welchem eine grössere und drei kleinere Furchungskugeln gebildet wurden. Alle vier sind als Makromeren zu bezeichnen, denn bald schnüren sich von ihnen vier Mikromeren ab. Wahrscheinlich entsteht von jeder grossen Furchungskugel aus eine kleine. Durch Theilung der Mikromeren und Neubildung solcher von seiten der Makromeren findet eine reichliche Vermehrung dieser kleinen Ectodermzellen statt. Sie bilden bald eine unregelmässig begrenzte Zellplatte, welche nach den Seiten hin auswächst und die Makromeren in Form einer Kappe überdeckt. Auffällig ist dabei, dass die Mikromeren der Ventralseite des Wurmes entsprechen sollen, doch wird ja auch von Clepsine angegeben, dass der Mund in der Gegend der ersten vier Mikromeren zum Durchbruch kommt, und bei Nephelis (vgl. Fig. 154 pag. 218) hat er eine ähnliche Lage. — Zwischen Mikro- und Makromeren tritt eine nicht sehr umfangreiche Furchungshöhle auf, welche später durch Neubildung von Zellen von den Makromeren her verdrängt wird. Diese letzteren haben sich ebenfalls getheilt und in zwei Paaren von grossen Zellen am Hinterende angeordnet (Fig. 157 *A*). Zwischen beide Paare schiebt sich ein Strang von Ectodermzellen ein. Die zweireihige Anordnung der Makromeren bleibt bestehen, auch wenn sie sich weiter theilen (Fig. 157 *B*).

Diese beiden Reihen von Makromeren sind mit den Makromeren der Hirudineen verglichen worden, doch lässt sich dieser Vergleich nicht aufrecht erhalten, so viel man bis jetzt sieht, da die Makromeren sich fortwährend weiter theilen sollen und aus sich das Mesoderm und Entoderm hervorgehen lassen. Bei den Hirudineen sowohl, wie bei den Oligochäten tritt aber bereits weit früher die Sonderung der beiden Keimblätter ein.

Die Theilung der Makromeren schreitet stetig von hinten nach vorn fort. So entstehen zwei differente Parthieen von Zellen, eine, welche dem Ectoderm zunächst gelegen ist und das Mesoderm darstellt, sowie eine andere, den Makromeren anliegende, das Entoderm. Was von den Makromeren selbst noch übrig bleibt, theilt sich fortgesetzt, so dass die dadurch entstehenden Zellen dem Ectoderm gleich werden. Sie bedecken den hinteren Theil des Embryos (Fig. 157 *D*).

Schon bevor die Makromeren auf die geschilderte Weise in die verschiedenen Elemente zerfielen, trat vor ihnen, also an der Dorsalseite des Embryos, eine Vertiefung in dem Ectoderm auf (Fig. 157 *A*), welche nicht lange erhalten bleibt und vielleicht die Anlage des oberen Schlundganglions darstellt. Dieses nimmt getrennt von der Bauchganglienkette seine Entstehung. Die letztere wird nach Salensky in Form einer umfangreichen Rinne an der Ventralseite angelegt (Fig. 157 *C*). Die Rinne erscheint am hinteren Theil des Embryos sehr breit. Hier wird sie von den noch übrigen grossen Zellen begrenzt, welche, indem sie sich weiter theilen, zur Bildung des Randes der Rinne beitragen. Nach vorn zu verengert sich die Rinne, tritt auf die Dorsalseite des Embryos über und gabelt sich hier (Fig. 157 *D*). Der Theil des Ectoderms, welchen die beiden Aeste umschliessen, entspricht wahrscheinlich jener obenerwähnten Ectodermeinsenkung und liefert das obere Schlundganglion, welches sich

secundär durch zwei wulstförmige Ausläufer, die Schlundcommissuren, mit den beiden Ausläufern der Bauchganglienkette verbindet. Die Entstehung des Bauchstranges selbst soll sich auf ganz ähnliche Weise wie beim Medullarrohr der Wirbelthiere vollziehen. Die Rinne schliesst sich, indem sich ihre oberen Ränder zusammenbiegen (jedoch hier in der Richtung von vorn nach hinten), und bildet dadurch ein Rohr, welches sich schliesslich von dem überdeckenden Ectoderm ablöst, sein Lumen verliert und als zelliger Strang in der ventralen Mittellinie des Embryos gelegen ist.

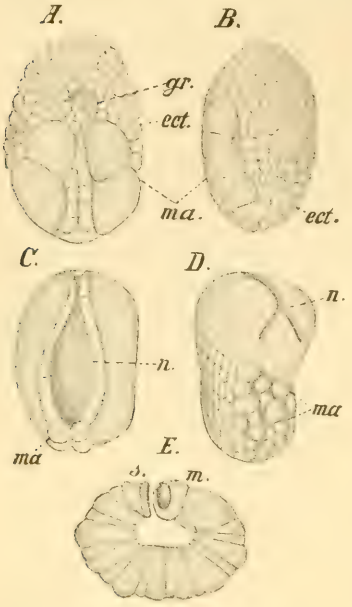


Fig. 157. *A—E* Embryonen von Branchiobdella in verschiedenen Stadien (nach Salensky).
ect Ectoderm, *gr* Grübchen im Ectoderm der Dorsalseite, *ma* Makromeren, *m* Mundöffnung, *n* Neuralrinne, *s* Saugnapf.

An jeder Seite des Nervenstranges liegt ein bandförmiger Zellenstrang, der Mesodermstreifen. Beide Mesodermstreifen sind durch einen medianen Theil mit einander verbunden. Entstanden sind sie dadurch, dass sich von der gemeinsamen Ento-Mesodermmasse, deren Ursprung wir oben kennen lernten, eine ventrale Schicht, das Mesoderm, von der dorsalen Schicht, dem Entoderm, abhob. Wie im Bauchstrang eine Segmentirung auftritt, so auch im Mesoderm, welches in die Ursegmente zerfällt. Die hierbei sich vollziehenden Vorgänge, auch die Bildung der Leibeshöhle und Septen verlaufen in ähnlicher Weise, wie diess bereits von den übrigen Anneliden geschildert wurde. Der Ausdruck der inneren Segmentirung überträgt sich erst spät auf den äusseren Körper und unterbleibt in dessen vorderem und hinterem Theil, wo die Ursegmente vorläufig keine Höhle erhalten, also noch auf einem embryonalen Zustande verharren. Jedes Segment zeigt äusserlich eine Theilung in einen breiteren und schmäleren Abschnitt (Fig. 157 *E*); der erstere entspricht einem Ganglion, letzterer einem Septum. — Vor dem vorderen Ende der Ganglienkette liegt ein Theil des Mesoderms, welcher die Kopfhöhle bildet, von welchem Salensky aber nicht entscheiden konnte, ob diese Parthie auch von den Mesodermstreifen herstammte.

Mit dem Auftreten der äusseren Segmentirung macht sich eine eigenthümliche Veränderung in der Lage des Embryos geltend. Bisher erschien die Ventralseite desselben stark gekrümmt, indem das Vorder- und Hinterende stärker gegen die Dorsalseite zu wuchsen. Später nimmt er die entgegengesetzte Lagerung ein. Diess geschieht durch Drehen des Embryos um seine eigene Axe. Die Bewegung beginnt am Anfang und Endtheil des Embryos und setzt sich allmählich auf die mittleren Parthieen fort. Während die Ganglienkette früher an der convexen Seite des Embryos lag, findet sie sich nunmehr an der concaven Fläche desselben. Im Verlauf dieses Processes nehmen vorderer und hinterer Körpertheil ihre definitive Gestaltung an (Fig. 157 *E*). Das Hinterende

erscheint scharf abgestumpft. Eine Einsenkung, die bald an ihm auftritt, stellt die Anlage des Saugnapfes dar. Am Vorderende fällt das Fehlen der Segmentirung auf, doch setzt sich der Kopf gegen den vorderen Körpertheil ab (Fig. 157 *E*). Ganz vorn und zwar wahrscheinlich an der Stelle, wo sich die Medullarrinne gabelte, erscheint als eine flache Einsenkung des Ectoderms die Mundöffnung. Sie verbindet sich mit dem Vorderdarm, der ebenso wie der Hinterdarm aus dem Entoderm hervorgehen soll. Das Entoderm stellt sehr lange eine compacte Zellenmasse dar, die sich mit dem Wachsthum des Embryos in die Länge streckte. Die Bildung des Epithels erfolgt auf die Weise, dass sich die Zellen an die Peripherie der Masse zurückziehen und umgeben von ihnen das Nährmaterial central gelagert bleibt, ähnlich wie sich die Bildung des Darmes bei Rhynchelmis vollzieht. — Zuerst höhlen sich der Vorder- und Hinterdarm aus. Letzterer verbindet sich mit dem sehr kurzen Rohr, welches die dorsal vom Saugnapf gelegene Aftereinstülpung bildet. Der ganze Oesophagus, selbst die Kiefer, sollen nach Salensky entodermaler Natur und nur die Lippen mit ihrer inneren Ausbildung vom Ectoderm gebildet sein. — Erst zuletzt erfolgt die Ausbildung des Mitteldarms und noch bei den ausschlüpfenden Jungen, welche ungefähr die beschriebene Ausbildung besitzen (Fig. 157 *E*), ist der Mitteldarm von einer noch unverdauten Dottermasse erfüllt. —

Um die Hauptpunkte in der Entwicklung dieser alleinstehenden Gruppe, die sich bisher weder mit den Oligochäten noch Hirudineen ohne Zwang vereinigen liess, nochmals hervorzuheben, so ist es ausser den im Ganzen recht abweichenden Furchungserscheinungen, das Auftreten der Mesodermstreifen, welches ins Auge fällt, sowie die höchst eigenartige Bildung des Nervensystems. Ein „Keimstreifen" im Sinne der Hirudineen ist nicht vorhanden, doch weicht andererseits wieder die Anlage des Nervensystems von derjenigen bei den Chätopoden ab. Zwar ist die Entstehung der Ganglienkette in Form einer ventralen Ectodermeinstülpung für die Anneliden verschiedentlich angegeben worden, doch konnten sich diese Angaben keine Geltung verschaffen. Jedenfalls verdient die Entstehung des Nervensystems und der Mesodermstreifen von Branchiobdella eine erneute Untersuchung.

Allgemeines.

Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden giebt uns einige Hinweise rücksichtlich der phylogenetischen Ableitung des Annelidenstammes und dessen verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Thiergruppen, sowie hinsichtlich der Entstehung der metameren Segmentirung. Diese Hinweise sind bedeutungsvoll, wenn sie gleich noch nicht die Grundlage sicherer Erkenntnisse abgeben, sondern nur Theorieen von grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zur Stütze dienen.

Fassen wir die Larvenformen der Anneliden ins Auge, so sehen wir, dass die verschiedenen Formen derselben, wie mannigfaltig sie sich auch darstellen mögen, auf die Trochophora zurückführbar sind. Die Trochophora ist die typische Larvenform des Annelidenstammes. Selbst bei den abgeleiteten und vielfach veränderten Gruppen, wie den Oligochäten und Echiuriden, sowie auch bei dem abweichenden Genus Myzostoma ist die Larvenform der Trochophora mehr oder minder deutlich nachzuweisen. Dinophilus entspricht seiner Gestalt und Organisation nach einer sog. polytrochen

Larve, welche wir direct von der Trochophora ableiten konnten (vgl. pag. 183). Die Embryonen der Hirudineen zeigen die grösste Uebereinstimmung mit denen der Oligochäten, nur sind sie noch stärker verändert als diese, weshalb sie nicht ohne Weiteres, wohl aber durch Vermittlung der Oligochäten, auf die Trochophora zu beziehen sind.

Höchst wahrscheinlich liegt in der Trochophora der Anneliden die ontogenetische Recapitulation einer Stammform vor, welche den Anneliden, Mollusken und Molluscoiden gemeinsam war, und von der aus sich diese Thierstämme als selbstständige Gruppen abzweigten. Die Annahme, dass die Trochophoralarve einer Stammform entspricht, wird nicht bloss gestützt durch den Umstand, dass die Larvenformen in den angeführten Gruppen sich sämmtlich mehr oder weniger direct auf die Trochophora beziehen lassen; sie erhält eine weitere gewichtige Stütze in der Thatsache, dass wir in der Abtheilung der Rotiferen Formen vor uns sehen, welche in ihrem ausgebildeten Zustande im Wesentlichen auf der Organisationsstufe des ungegliederten Trochophorastadiums verharren. Wir haben schon früher betont (pag. 170), dass nicht bloss das mit den Genus-Namen Trochosphaera bezeichnete Räderthier, sondern auch die übrigen Rotatorien überhaupt sich ungezwungen auf das Schema der Trochophora zurückführen lassen. Die Räderthiere sind demnach Formen, welche noch die nächsten Beziehungen zu der Trochophora-ähnlichen Stammform erkennen lassen und welche deren Bewegungsweise und Organisationscharacter mit einigen secundären Veränderungen beibehalten haben.

Ziehen wir die übrigen Gruppen der sog. Vermes zum Vergleich heran, so ergiebt sich zunächst eine in die Augen fallende Aehnlichkeit zwischen der Trochophora der Anneliden und der als Pilidium bezeichneten Larvenform der Nemertinen (vgl. pag. 151), wenngleich die weitere Entwicklung in beiden Gruppen zunächst verschiedene Wege einschlägt. Unter Vermittlung des Pilidiums werden wir auch dazugeführt, gewisse Larven der Turbellarien zu einem entfernteren Vergleiche mit der Trochophora heranzuziehen (vgl. pag. 109 u. 150).

Beträchtliche Schwierigkeiten bietet die Aufsuchung der Ahnenformen, aus welchen die Trochophora-ähnliche Stammform hervorging. Um zu einer Vorstellung über diese Ahnenformen zu gelangen, hat man die Trochophora mit einer Meduse verglichen. Ihre pelagische Lebensweise, ihre Gestalt und vor Allem der von Kleinenberg aufgefundene Nervenring des Wimperkranzes waren es, welche diesen Forscher und Balfour zur Annahme ihrer Ableitung von einer Medusenform führten. Bei einer solchen Ableitung wird der präorale Wimperreif der Lage nach auf den Schirmrand, und die aborale Kuppel der Trochophora auf die Exumbrella bezogen, während der hinter dem Wimperkranz gelegene Theil der Larve als die nach unten vorgewölbte Subumbrella in Anspruch genommen werden muss. Eine genauere Betrachtung ergiebt jedoch erhebliche Schwierigkeiten einer derartigen Ableitung. Wenn wir auch davon absehen, dass die Meduse die abgeleitetste und höchstentwickelte Form des Cnidariertypus darstellt, und dass solche nach einseitiger Richtung hochentwickelte Formen für gewöhnlich nicht zum Ausgangspunkt neuer Entwicklungsreihen werden, so ergiebt sich doch schon aus dem Vergleich der Bewegungsweise beider Formen die Schwierigkeit der angedeuteten Ableitung. Die Meduse bewegt sich durch Ruderstösse eines complicirten, auf Muskelwirkung beruhenden Locomotionsapparates. Ihr

gegenüber repräsentirt die Trochophora mit ihrem durch Wimperbewegung wirkenden Räderorgan einen viel ursprünglicheren, direct an die Locomotionsweise der bewimperten Planula sich anschliessenden Bewegungsapparat (vgl. pag. 99 u. ff. die Gründe, welche gegen die Ableitung der Ctenophoren von Medusen geltend gemacht wurden). Eine Hauptschwierigkeit der in Rede stehenden Ableitung finden wir in dem Vorhandensein des centralen Nervensystems am Scheitel, einer Gegend, in der bei Medusen niemals wichtigere Organe zur Ausbildung gelangen. Wir müssten dann den Nervenring der Trochophora als den Haupttheil des Centralnervensystems und die Scheitelplatte als einen später erworbenen, secundären Antheil desselben betrachten, wozu wir nach dem Stande unserer Kenntnisse nicht berechtigt sind. Wir halten an der Zusammengehörigkeit beider Theile des centralen Nervensystems fest, welche sich wahrscheinlich im engen Anschluss an den Locomotionsapparat als Regulatoren der Bewegung entwickelt haben. So ist die Scheitelplatte vielleicht in ihren ersten Ursprüngen auf einen als Steuerruder fungirenden Wimperschopf (wie er sich am Apicalpole vieler Actinienlarven vorfindet) zurückzuführen, während der Ringnerv erst im Anschlusse an die Entwicklung des Räderorgans zur Ausbildung gekommen sein dürfte — beide als Localisationen eines unter der ganzen Ectodermfläche vertheilten Systems nervöser Leitungsbahnen. Es mag hier erwähnt sein, dass sich auch beim Pilidium ausser der Scheitelplatte ein Nervenring vorfindet.

Wir haben oben die Schwierigkeiten angeführt, welche sich nach unserer Ansicht einer Ableitung der Trochophora von der Medusenform entgegenstellen, und haben schon einige Andeutungen über eine Herleitung der Trochophora gemacht, die, wenn auch durchwegs auf hypothetischer Grundlage stehend, dennoch durch die vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen mehr gestützt erscheint, als die erstere Ansicht. Es ist diess eine Anschauungsweise, welche die Trochophora mit den Ahnenformen der Nemertinen, Turbellarien und Ctenophoren in Beziehung bringt und dieselbe ziemlich direct aus viel ursprünglicheren Cölenteratenformen hervorgehen lässt, als diess bei der Ableitung von Medusen möglich ist. Ausdrücklich sei hier erwähnt, dass wir mit diesen Ausführungen den Boden sicherer Beweisführung verlassen müssen, und dass dieselben kaum höheren Werth, als denjenigen blosser Vermuthungen besitzen.

Uns scheinen die Thatsachen dafür zu sprechen, dass die Stammform ziemlich direct aus einer allseitig bewimperten, Gastrula-ähnlichen Stammform hervorging und zwar durch eine Aenderung in der Bewegungsweise. Eine solche ursprünglich allseitig und gleichmässig bewimperte Form wies einen vorderen, apicalen Pol und einen hinteren Mundpol auf. Nebenaxen waren noch nicht zur Ausbildung gekommen; die Form zeigte ursprünglich den monaxonen, heteropolen Typus. Es ist möglich und mit Rücksicht auf die Ctenophorenahnen wahrscheinlich, dass an der geschilderten Form gewisse Differenzirungen auftraten, ohne dass zunächst der monaxone, heteropole oder der aus demselben hervorgehende radiäre Bau aufgegeben wurde. Wir rechnen hieher einen als Steuerruder fungirenden Wimperschopf am animalen Pole (erste Anlage der Scheitelplatte), ein ectodermales Schlundrohr und Divertikelbildungen des entodermalen Darmabschnittes, durch deren regelmässige Vertheilung im Umkreis der Hauptaxe wahrscheinlich der erste Anstoss zur Entwicklung bestimmter Nebenradien gegeben wurde.

Es muss erwähnt werden, dass manche Actinienlarven vollkommen den geschilderten Bau aufweisen (Scyphula); doch ist diese Uebereinstimmung wahrscheinlich bloss auf Analogie begründet, da wir bei den Cnidariern die Ausbildung von radiären Magentaschen erst nach erfolgter Festsetzung und Entwicklung eines Archhydra-Stadiums annehmen, während den Ctenophoren und Bilaterien wahrscheinlich niemals eine festsitzende Stammform zukam.

Die ursprüngliche Bewegungsweise der oben geschilderten, allseitigen bewimperten, aus dem Gastrulastadium durch einige höhere Differenzirungen hervorgegangenen radiären Stammform war — wie wir an den bewimperten Planulae vieler niederer Thierformen sehen können — eine schraubenförmige. Sie beruhte auf einer Combination der fortschreitenden Bewegung in der Richtung der Längsaxe mit Umdrehung des gesammten Körpers um diese Axe. Aus einer solchen allseitig bewimperten Stammform haben sich vielleicht direct durch Annahme der kriechenden Lebensweise die Ahnenformen der Plathelminthen, durch eine Aenderung in Art des pelagischen Schwärmens und durch Ausbildung von Wimperplättchenreihen die Ahnen der Ctenophoren entwickelt. Während im letzteren Falle die Umdrehungen um die Längsaxe in den Hintergrund traten und die Gesammtkraft der Wimperplättchen auf Propulsation in der Richtung der Längsaxe gerichtet wurde, trat bei jenen Formen, welche den Uebergang zur Trochophora-ähnlichen Stammform vermittelten, eine Bewegungsänderung in der Weise ein, dass der Gesammtkörper ebenfalls seine Rotationen aufgab, dass die drehende Bewegung dagegen dem Räderorgan in Form einer regelmässig umlaufenden Contractionswelle erhalten blieb, wodurch dasselbe in den Stand gesetzt wurde, dem nun in gleichmässiger Lage sich weiterbewegenden Körper gegenüber eine ähnliche Function zu übernehmen, wie die Schiffsschraube gegenüber dem Schiffsrumpf. Hand in Hand mit dieser Aenderung der Bewegungsweise ging eine höhere Differenzirung des wimpernden Locomotionsapparates, durch welche der Uebergang des ursprünglich allseitigen Wimperkleides in distincte Locomotionsorgane vermittelt wurde. Als solche sind zu erwähnen: der als Steuerruder fungirende apicale Wimperschopf und die Wimperreifen, vor Allem der präorale Wimperkranz.

Es ist möglich, dass im Anschlusse an die erwähnte Umänderung der Bewegungsform, durch welche eine gleichmässig schwebende Lage des Körpers bei der Vorwärtsbewegung ermöglicht war, sich direct die bilateral-symmetrische Vertheilung der Körpermassen entwickelte. Einer der wichtigsten Factoren für die Entwicklung der bilateralen Symmetrie ist jedenfalls in der Verlagerung der Mundöffnung zu suchen, welche nun vom hinteren Körperpole nach vorne rückte, wodurch die entsprechende Körperseite, an welcher diese Verlagerung sich vollzog, als Ventralseite gekennzeichnet wurde. Die erste Ursache für diese Wanderung des Mundes nach vorne, während welcher die hinteren Theile des Blastoporus sich einander successive bis zur Bildung eines Spaltes näherten, bis dieser zuletzt ganz verschlossen wurde, ist wohl in der Bedeutung des Räderorgans als nahrungsbeschaffender Apparat und in der Wichtigkeit einer Annäherung des Mundes an diesen zu suchen. Durch eine solche Verlagerung des Mundes wurden die primären Axenverhältnisse gestört, so dass von nun an die Hauptaxe des Körpers nicht mehr direct auf die Primäraxe zu beziehen ist, weshalb die Bilaterien auch als Heteraxonia bezeichnet werden. (Hatschek.)

Bei der Aehnlichkeit, welche das Pilidium und manche Turbellarienlarven mit der Trochophora aufweisen, möchte man wohl geneigt sein, die

Plathelminthen und Nemertinen ebenfalls von der Trochophora-ähnlichen Stammform direct abzuleiten. Es wäre dann die allseitige Bewimperung dieser Formen keine ursprüngliche, sondern erst nach dem Uebergang zur kriechenden Lebensweise wiedererworbene (also ähnlich wie bei Coeloplana vgl. pag. 101). Andererseits muss darauf hingewiesen werden, dass Wimperkränze bei pelagischen Larven in grosser Mannigfaltigkeit zur Entwicklung kommen und wir durchaus nicht in der Lage sind, die Homologie aller dieser Wimperreifen zu erweisen. Es wird daher die Aehnlichkeit dieser Larvenformen mit der echten Trochophora der Anneliden vielleicht bloss auf analoge Entwicklung zurückzuführen sein, welche in einer von der gemeinsamen Ahnenform überkommenen Entwicklungstendenz nach dieser Richtung ihre Ursache hätte.

Durch Entwicklung der wichtigsten Locomotionsorgane in der vorderen Körperhälfte war es bedingt, dass die Organe der animalen Sphäre hauptsächlich in dieser Region zur Ausbildung kamen. Dieser Körpertheil ist es, welchen wir als Kopf dem hinteren, später lang auswachsenden Abschnitt der Trochophora gegenüberstellen, welcher als Rumpf bezeichnet wird und vorwiegend Organe der vegetativen Sphäre zur Entwicklung bringt. So fruchtbar der Gesichtspunkt der Scheidung zwischen Kopf und Rumpf für die Auffassung des Annelidenkörpers auch geworden ist, so schwierig ist die exacte Feststellung der Grenze zwischen diesen beiden primären Körperregionen.

Hier tritt vor Allem die Frage auf, ob der Mund zum Kopf oder zum Rumpf zu rechnen ist. Für die Lösung dieser Frage spielt besonders das Verhalten des Mesoderms eine wichtige Rolle. In dem Abschnitt, welcher vor dem Munde gelegen ist, scheint sich kein echtes Cölom zu bilden, dagegen soll der Schlund von dem vordersten Ursegmentpaar umwachsen werden. Wenn sich diess so verhielte, so würde thatsächlich ein Unterschied zwischen dem präoralen und dem oralen Abschnitt hervortreten und letzterer den Körpersegmenten ähnlicher erscheinen. Allerdings wird dieser Unterschied dadurch wieder verwischt, dass Mesodermtheile von den vordersten Ursegmenten in den präoralen Theil einwandern und dessen Muskulatur bilden. So gestalten sich die Auffassungen verschieden, indem man sowohl den präoralen Abschnitt allein (Kleinenberg), als auch ihn und das Mundsegment zusammen (Hatschek) für den Kopfabschnitt erklärt hat. Ja, man ist dann, veranlasst durch die eigenthümlichen Erscheinungen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, noch weiter gegangen und hat eine grössere Anzahl (bis zu sechs) Segmenten als den Kopfabschnitt des Wurmes betrachtet (Semper, v. Kennel). Die erstere und letztere Auffassung scheinen uns zu weit zu gehen, und wir möchten bis zur endgiltigen Lösung der Frage, wie sich der Mund resp. der Schlund zum ersten Ursegment verhält, den Mundabschnitt zum Kopf des Wurmes rechnen.

Der Uebergang von der Trochophora-ähnlichen Stammform zu den eigentlichen Annelidenahnen (Archianneliden) vollzog sich unter beträchtlichem Längenwachsthum, durch welches der Rumpfabschnitt des Körpers vergrössert wurde, während der primäre Kopfabschnitt immer mehr in den Hintergrund trat. Gleichzeitig fand eine Aenderung der Lebensweise statt, indem die pelagische Bewegungsform gegen die kriechende eingetauscht wurde. Die auf jenen Uebergang bezüglichen Larvenstadien zeichnen sich vor Allem durch ihr terminales Körperwachsthum aus. Nahe dem hinteren Körperende, welches wir von nun an als das Afterführende Endsegment unterscheiden können, findet sich eine Wachs-

thumszone, von welcher aus immer neues Zellmaterial an den in die Länge wachsenden Rumpfabschnitt nach vorne abgegeben wird. Da gleichzeitig mit diesem Längenwachsthum die Segmentirung des Rumpfes sich geltend macht, so folgt daraus, dass die vordersten Rumpfsegmente die zuerst angelegten und daher an der sich entwickelnden Larve die am meisten differenzirten sind, während nach hinten immer jüngere nachfolgen. Das Auswachsen des Annelidenkörpers beruht demnach nicht auf allseitigem Körperwachsthum, sondern auf einem partiellen (terminalen) Wachsthum, indem von einer, nahe dem hinteren Körperende (vor dem Endsegment) gelegenen Wachsthumszone immer neue Segmente geliefert werden. Diese Productivität eines beschränkten Körperabschnittes erinnert vielfach an gewisse Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, und man hat deshalb auch hier in ungenauerer Ausdrucksweise von einem „Knospen der Segmente" gesprochen. Vor Allem lag der Vergleich mit der Bandwurmkette und mit der Strobila der Scyphomedusen nahe. Der Vergleichungspunkt lag in allen diesen Fällen in der Erzeugung gleichwerthiger, zu einer gewissen Selbstständigkeit kommender Körperabschnitte von einer bestimmten Wachsthumszone aus. Es hat deshalb nicht an der Ansicht gefehlt, dass wir in den Segmenten des Annelidenkörpers (nicht zu vollständiger Sonderung gelangende) Einzelindividuen und in dem Gesammtkörper der Anneliden demnach einen Thierstock oder Cormus vor uns hätten. Für diese Auffassung erscheint es wenig günstig, dass der Grad der Selbstständigkeit, welchen die einzelnen Segmente aufweisen, ein verhältnissmässig geringer ist. Die wichtigsten Organe (Nervensystem, Körpermuskulatur, Blutgefässsystem) erweisen sich, wenn sie auch segmentale Gliederung erkennen lassen, als einheitliche Anlagen des Gesammtkörpers und werden auch als solche entwickelt. Selbst die Excretionscanäle können ihre segmentale Isolirtheit aufgeben und durch Längscanäle unter einander in Verbindung treten. Der Vergleich mit der einheitlichen Anlage der übrigen Organsysteme legt uns die Vermuthung nahe, dass die Entwicklung der Nephridien aus getrennten Anlagen (Bergh) ein secundäres, cenogenetisch abgeändertes Verhalten darstellt, und dass das Nephridialsystem ursprünglich sich durch Abgliederung von einem gemeinsamen Strange entwickelt hat (Hatschek). Es würde durch eine solche Annahme der Vergleich des Nephridialsystems der Anneliden als Ganzes mit dem Excretionsorgan der Plathelminthen ermöglicht, indem die beiden Längsstämme hier und dort als einander entsprechend angesehen werden könnten (wobei wir eben an einen früheren Zusammenhang der bleibenden Nephridien mit der Kopfniere denken). Jedenfalls lässt die Anatomie und Entwicklung des Annelidenkörpers die Auffassung des Gesammtkörpers als Individuum begründet erscheinen. Ebenso wie wir bei Betrachtung der Bandwurmkette durch den Vergleich mit ungegliederten Formen dazugeführt wurden, die ganze Kette auf ein ungegliedertes Individuum zurückzuführen[1]), in der Proglottis dagegen kein vollwerthiges Individuum, sondern nur das abgegliederte hintere Körperende des Cestoden zu erblicken, in gleicher Weise und mit noch grösserer Berechtigung werden wir an der individuellen Einheit des Annelidenkörpers festhalten. Wir können demnach in der metameren Segmentirung nur die regelmässige Wiederholung bestimmter Organgruppen des Rumpfes in gleichmässigen Abständen erkennen.

[1]) Dadurch ergiebt sich eine bedeutende Verschiedenheit gegenüber dem Process der Strobilation.

Bei der Frage nach der Entstehung der metameren Gliederung werden wir uns darüber klar zu werden haben, ob das zeitliche Zusammenfallen des terminalen Körperwachsthums mit dem Auftreten der metameren Gliederung einem palingenetischen Verhalten entspricht. Mit anderen Worten: Wurden der hypothetischen Stammform bei zunehmender Längenausdehnung des Körpers successive hinten neue Segmente hinzugefügt, so dass die vielgliedrige Form aus wenigergliedrigen durch allmähliche Vermehrung der Segmentzahl hervorgegangen wäre? Für diese Auffassung spricht, dass das Auswachsen des Körpers durch Anbildung neuer Segmente am hinteren Körperende bei sämmtlichen Anneliden und den von diesen sich ableitenden Formen (Arthropoden) das Typische ist. Dann könnten wir vielleicht uns zu der Annahme neigen, wie sie von Hatschek ausgesprochen worden ist, dass bei den durch terminales Längenwachsthum sich vergrössernden Stammformen die ursprünglich continuirlich fortschreitende Differenzirung in eine absatzweise fortschreitende verwandelt worden sei, wodurch der Typus der metamerischen Thiere erreicht wurde. Aber es lässt sich auch — und, wie uns scheint, mit ebensoviel Berechtigung — eine andere Ansicht vertheidigen, welche von der Annahme ausgeht, dass durch terminales Längenwachsthum zunächst eine ungegliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesammtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine grössere Anzahl von Segmenten zerfällt wurde. Diese Annahme stützt sich auf den Gedanken, dass bei der seitlich schlängelnden Bewegung des Körpers und bei der durch die zunehmende Differenzirung bedingten Starrheit der Gewebe die Ausbildung alternirender Regionen grösserer und geringerer Beweglichkeit von beträchtlichem Vortheil für das Individuum war und eine weitere Längenausdehnung des Körpers ermöglichte. Es würde dann die erste Ursache für das Auftreten der metameren Gliederung in der Bewegungsweise und in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Allerdings wird diese letztere Annahme durch die Entwicklungsgeschichte in keiner Weise gestützt.

Wenn es uns auch nicht geglückt ist, in diesen schwierigen Fragen eine bestimmte Ansicht definitiv auszusprechen, so scheint es uns doch dem Stand der jetzigen Kenntnisse angemessen, die Richtung anzudeuten, in der eine etwaige Fragestellung vorzunehmen und eine mögliche Lösung der Fragen zu suchen ist.

Litteratur.

I. Chätopoden und Archianneliden.

1. **Agassiz, Alex.** *On the young stages of a few Annelids. Annals of the Lyceum of Nat. Hist. of New York. Vol. 8. 1867.*
2. **Agassiz, Alex.** *The embryology of Autolytus cornutus. Boston. Journal Nat. Hist. Vol. 7.*
3. **Beddard, F. E.** *On the anatomy and histology of Pleurochaeta Moseleyi. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 7. 1883.*
4. **Benham, W. B.** *Studies on Earthworms. Qu. Journ. of micr. sc. Vol. 26 u. 27. 1886 u. 1887.*
5. **Bergh, R. S.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*
6. **Bergh, R. S.** *Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Eine Zusammenfassung. Kosmos. 1886.*
7. **Bergh, R. S.** *Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei Criodrilus. Arb. Zool. Institut. Würzburg. 8. Bd. 1888.*
8. **Bülow, G.** *Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus Gr.). Arch. f. Naturgesch. 49. Bd. 1883.*

9. Claparède, E. u. Metschnikoff, E. *Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 19. Bd. 1869.*
10. Drasche, R. von. *Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. Wien. 1884 u. 85.*
11. Ehlers, E. *Die Borstenwürmer (Annelida chaetopoda). Leipzig. 1864—68.*
12. Eisig, H. *Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin. 1887.*
13. Fewkes, J. W. *On the development of certain Worm Larvae. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College Cambridge. Vol. 11. 1883—85.*
14. Fraipont, J. *Le genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin. 1887.*
15. Goette, A. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig. 1882 u. 84.*
16. Grobben, C. *Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden etc. Sitz.-Ber. der K. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Cl. 97. Bd. 1888.*
17. Hatschek, B. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitz.-Ber. der Wiener Akad. Math. Naturw. Cl. 74. Bd. 1877.*
18. Hatschek, B. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878.*
19. Hatschek, B. *Zur Entwicklung des Kopfes von Polygordius. Ebenda. 6. Bd. 1886.*
20. Hatschek, B. *Entwicklung der Trochophora von Eupomatus. Ebenda. 6. Bd. 1886.*
21. Horst, R. *Over Bevruchting en ontwikkeling van Hermella alveolata. Versl. en Mededeeling der Akademie Amsterdam. Afdeeling Naturk. 16. Bd. 1881.*
22. Huxley, Th. *On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelid. Edinburg New Phil. Journ. Vol. 1. 1855.*
23. Kennel, J. von. *Ueber Ctenodrilus pardalis etc. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 5. Bd. 1882.*
24. Kleinenberg, N. *The development of the Earth-worm, Lumbricus trapezoides. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 19. 1879.*
25. Kleinenberg, N. *Sull' origine del sistema nervosa centrale degli Annelidi. Mem. R. Acad. dei Lincei. Tom. 10. 1881.*
26. Kleinenberg, N. *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*
27. Kowalevsky, Alex. *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg VIIe sér. T. 16. 1871.*
28. Krohn, A. *Ueber die Erscheinungen bei der Fortpflanzung von Syllis prolifera und Autolytus prolifer. Arch. f. Naturgesch. 18. Bd. 1852.*
29. Lovén, S. *Beobachtungen über die Metamorphose einer Annelide. Ebenda. 8. Bd. 1842.*
30. Metschnikoff, E. *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere (Mitraria und Actinotrocha). Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
31. Meyer, E. *Studien über den Körperbau der Anneliden. 1. u. 2. Theil. Mittheil. Station Neapel. 7. u. 8. Bd. 1887—89.*
32. Milne Edwards, M. *Observations sur le développement des Annélides. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 3. 1845.*
33. M'Intosh, W. *The report on the Annelida Polychaeta. Challenger Report. Zool. 12. Vol. 1885.*
34. Quatrefages, M. A. de. *Mémoire sur l'embryogénie des Annélides. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 10. 1848.*
35. Rietsch, M. *Étude sur le Sternaspis scutata. Ann. sc. nat. 6e sér. Zool. T. 13. 1882.*
36. Roule, L. *Sur la formation des feuillets blastodermiques et du coelome chez un Oligochaete limicole (Euchytraeoides Marionii). Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 106. 1888.*
37. Salensky, W. *Études sur le développement des Annélides. Archives de Biologie. T. 3, 1882; T. 4, 1883 u. T. 6, 1887.*
38. Schneider, Ant. *Ueber Bau und Entwicklung von Polygordius. Arch. f. Anat. u. Phys. 1868.*
39. Schultze, M. *Ueber die Entwicklung von Arenicola piscatorum. Halle 1856.*
40. Semper, C. *Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 3. Bd. 1876—77.*
41. Semper, C. *Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Ebenda. 4. Bd. 1877—78.*
42. Vejdovsky, F. *Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. Denkschr. d. Wien. Akademie. Math. Naturw. Cl. 43. Bd. 1882.*
43. Vejdovsky, F. *System und Morphologie der Oligochäten. Prag. 1884.*

44. **Vejdovsky, F.** *Die Embryonalentwicklung von Rhynchelmis. Sitz.-Ber. Kgl. böhm. Gesellsch. Wiss. 1886.*
45. **Vejdovsky, F.** *Reifung, Befruchtung und die Furchungsvorgänge des Rhynchelmis-Eies. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1886.*
46. **Viguier, C.** *Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. Arch. Zool. exp. et gén. 2e sér. T. 2. 1884.*
47. **Wilson, E. B.** *Observations on the early developmental stages of some polychaetous Annelids. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 2. 1882.*
48. **Wilson, E. B.** *The germ bands of Lumbricus. Journ. of Morphology. Vol. 1. 1887.*
49. **Zeppelin, Graf M.** *Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. Bd. 1883.*

II. Echiuriden.

50. **Conn, H. W.** *Life History of Thalassema. Stud. from Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.*
51. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 3. Bd. 1881.*
52. **Kowalevsky, Alex.** *Mittheilungen über die Entwicklung von Thalassema. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd., pag. 284. 1872.*
53. **Rietsch, M.** *Étude sur les Géphyriens armés ou Échiuriens. Recueil zool. Suisse. T. 3. 1886.*
54. **Salensky, W.** *Ueber die Metamorphose des Echiurus. Morphol. Jahrb. 2. Bd. 1876.*
55. **Spengel, J.** *Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 1. Bd. 1879.*

III. Dinophilus.

56. **Harmer, S. F.** *Notes on the anatomy of Dinophilus. Journ. Marine Biological Association. Vol. 1. 1889.*
57. **Korschelt, E.** *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*
58. **Meyer, E.** *Studien über den Körperbau der Anneliden. Mittheil. Station. Neapel. 7. Bd. 1887.*
59. **Repiachoff.** *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus gyrociliatus (russisch). Odessa. 1886.*
60. **Schmidt, O.** *Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer etc. Jena. 1848.*
61. **Weldon, W. F. R.** *On Dinophilus gigas. Quart. Journal of Micr. Sc. Vol. 27. 1885.*

IV. Myzostoma.

62. **Beard, J.** *On the life history and development of the Genus Myzostoma. Mittheil. der Zool. Stat. Neapel. Vol. 5. 1884.*
63. **Graff, L. von.** *Das Genus Myzostoma. Leipzig. 1877.*
64. **Graff, L. von.** *Report on the Myzostomida. Voy. of. H. M. S. Challenger. Zool. Vol. 10. 1884.*
65. **Metschnikoff, E.** *Zur Entwicklungsgeschichte von Myzostomum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 16. Bd. 1866.*
66. **Nansen, F.** *Bidrag til Myzostomernes Anatomi og Histologi. Bergens Museum. 1885.*
67. **Wagner, F. von.** *Das Nervensystem von Myzostoma. Graz. 1886.*

V. Hirudineen.

68. **Bergh, R. S.** *Ueber die Metamorphose von Nephelis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*
69. **Bergh, R. S.** *Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arb. Zool. Institut Würzburg. 7. Bd. 1885.*
70. **Bergh, R. S.** *Ueber die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kieferegel. Zool. Anzeiger. 9. Bd. 1886.*
71. **Bourne, A. G.** *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884.*
72. **Bütschli, O.** *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*
73. **Hoffmann, C. K.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsineen. Niederl. Arch. f. Zool. 4. Bd. 1877—78.*
74. **Leuckart, R.** *Die menschlichen Parasiten etc. Leipzig und Heidelberg. 1863.*
75. **Nusbaum, J.** *Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. Arch. slav. de Biologie. T. 1. 1886.*

76. **Rathke, H.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, herausgegeben von R. Leuckart. Leipzig. 1862.*
77. **Robin, Ch.** *Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Paris. 1875.*
78. **Whitman, Ch. O.** *The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sc. 18. Vol. 1878.*
79. **Whitman, Ch. O.** *A contribution to the history of the germ-layers in Clepsine Journ. of Morphology. Vol. 1. 1887.*

VI. Branchiobdella.

80. **Salensky, W.** *Études sur le développement des Annélides. IIe partie. Développement de Branchiobdella. Arch. de Biologie. T. 6. 1887 und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biolog. Centralblatt 2. Bd. 1882—83.*
81. **Vejdovsky, F.** *System und Morphologie der Oligochäten. Prag. 1884.*
82. **Voigt, W.** *Untersuchungen über die Varietätenbildung bei Branchiobdella varians, sowie weitere Arbeiten desselben Verfassers über Branchiobdella. Arb. Würzburg. Zool. Inst. 7. Bd. 1885. 8. Bd. 1888.*

XI. Capitel.

SIPUNCULIDEN.

Die Kenntniss, welche wir von der Entwicklung der Sipunculiden besitzen, ist noch eine sehr geringe. Von Sipunculus und Phascolosoma, deren Entwicklung untersucht wurde, wissen wir, dass sie Larven besitzen, welche sich mit der Trochophora vergleichen lassen. Die von Hatschek eingehend behandelte Sipunculus-Entwicklung weist mancherlei Eigenthümlichkeiten auf, so vor Allem die Bildung einer Embryonalhülle. Die Trochophora-ähnliche Larve geht nicht direct aus dem Embryo hervor, sondern dieser wird von einer zelligen Membran wie von einem Amnion umwachsen.

1. Die Entwicklung von Sipunculus.

Die ersten Stadien der Entwicklung von Sipunculus sind nicht bekannt. Hatschek fischte die im Stadium der Blastula befindlichen Embryonen pelagisch. An diesen Embryonen sind schon die drei Keimblätter in der Anlage zu erkennen (Fig. 158 *A*). Der verdickte Theil der kugligen Blastula besteht aus höheren Zellen, dem Entoderm; vor Allem fällt hier eine besonders umfangreiche Zelle auf, die im Gegensatz zu den anderen prismatischen Zellen eine mehr kuglige Gestalt bewahrt. Diess ist die erste Mesodermzelle. Sie liegt in der Medianebene zwischen Ectoderm und Entoderm und bezeichnet den hinteren Theil des Embryos (Fig. 158 *A*). — Noch während des Blastulastadiums schwindet der freie Raum, welcher zwischen dem Embryo und der radial von Poren durchsetzten Eihaut vorhanden war, indem sich die Zellen an die Eihaut anlegen. Durch die Poren der letzteren senden sie Wimpern nach aussen, so dass der Embryo nunmehr mitsammt der Eihaut zu rotiren anfängt. Frei von Wimpern bleibt der vegetative Pol, der sich abzuplatten beginnt und an dem die Invagination damit ihren Anfang nimmt.

Bei der Bildung des Urdarms stülpt sich ein nur wenig umfangreiches Stück von demjenigen Theil der Keimblase mit nach innen, welcher noch dem Ectoderm zuzurechnen ist (Fig. 158 *B*). Zwischen ihm und dem Entoderm wird die Grenze durch das Mesoderm bezeichnet, welches auf zwei Zellen (die Urmesodermzellen) vermehrt worden ist und nunmehr ins Innere rückt. Beide Zellen sind symmetrisch zur Medianlinie gelagert. — Die erwähnte Einsenkung des Ectoderms, welche derjenigen des Entoderms folgt, giebt den ersten Anlass zur Bildung der definitiven Larvenhaut. Sie senkt sich immer tiefer ein und schlägt sich nach vorn um, auf diese Weise eine Platte

dicker Zellen bildend (Fig. 158 *C* u. *D*, *rp*). Mit dem primitiven Ectoderm, welches bald nur noch als Serosa erscheint, bleibt die Platte vorläufig durch eine allerdings nur wenig umfangreiche, amnionartige Umschlagsstelle in Verbindung (Fig. 158 *D*). Hatschek bezeichnet die Platte als Rumpfplatte gegenüber der Kopfplatte, die sich ebenfalls vom ursprünglichen Ectoderm sondert. Diess geschieht dadurch, dass sich im Umkreis des nunmehr ebenfalls verdickten animalen Pols (der Scheitelplatte entsprechend) das Zellplasma in einer ringförmigen Furche von der Eihaut zurückzieht und dadurch zwischen dem definitiven Ectoderm und einer äusseren Schicht (Serosa) ein freier Raum entsteht (Fig. 158 *B—D*, *ka*). Die Kopfplatte entspricht demnach zugleich der Scheitelplatte. Den freien Raum zwischen ihr und der Serosa (das Amnion ist hier nur wenig entwickelt) nennt Hatschek die Kopfamnionhöhle (*ka*), wie denjenigen zwischen Rumpfplatte und Serosa die Rumpfamnionhöhle (*ra*). Die Umschlagsstelle, welche an der Rumpfplatte dem Amnion entsprechen würde, bleibt nur kurze Zeit erhalten und wird dann in die Bildung der Rumpfplatte mit einbezogen. Rumpfplatte und Kopfplatte sind es nun allein, welche das Ectoderm der Larve liefern. Das gesammte übrige Ectoderm des Embryos wird zur Bildung der Embryonalhülle (Serosa) verwendet. Die Serosa überwächst die Rumpfplatte und schliesst sich völlig (Fig. *D* u. *E*, *se*), doch ist letzteres am gegenüberliegenden (animalen) Pol nicht der Fall. Die Kopfplatte wird von der Serosa nicht überwachsen, und diese behält infolgedessen hier immer einen kreisförmigen Ausschnitt.

Infolge eines complicirten Wachsthumsprocesses, bezüglich dessen Einzelheiten auf Hatschek's Ausführungen verwiesen werden muss, dehnt sich die anfangs bandförmige, median gelegene Rumpfplatte bedeutend aus und wächst sowohl gegen die Seiten wie gegen den Rücken hin aus, um sich schliesslich zu Ende der Embryonalperiode mit der ebenfalls etwas verbreiterten Kopfplatte zu vereinigen. Während dieser Umwachsung der inneren Theile durch die Rumpfplatte hat gleichzeitig eine Lagenveränderung am Embryo stattgefunden. Der hintere Theil der Rumpfplatte hatte sich schon früher gegen den animalen Pol hin gerichtet und war dadurch seiner Bestimmung, den Rückentheil des Ectoderms zu liefern, zugeführt worden (vgl. Fig. 158 *D* u. *E*). In der Gegend des Blastoporus, der zum Schluss gelangt, hatte sich aus dem Ectoderm schon früh der Oesophagus gebildet (Fig. 158 *D*, *bl*). Auch dieser Theil verändert seine Lage, indem er mehr gegen die Scheitelplatte hinrückt, während der Entodermsack mehr nach hinten gedrängt wird (Fig. 158 *E*). Damit musste sich auch die Lage des Mesoderms verschieben (Fig. 158 *C*, *D* u. *E*). Wir sehen dasselbe vom hinteren Theil der Larve mehr nach vorn gerückt. Seine Zellen haben sich unterdessen stark vermehrt, und es sind zwei Mesodermstreifen aus ihm hervorgegangen (Fig. 158 *E*, *mes*). Eine Segmentirung erfahren die letzteren nicht, dagegen tritt in ihnen eine Spaltung auf, welche sie in ein somatisches und splanchnisches Blatt zerlegt. Diese Differenzirung macht sich zuerst im vorderen Theil der Mesodermstreifen bemerkbar und schreitet von vorn nach hinten fort.

Die völlige Ausbildung des Embryos wird dadurch erreicht, dass das definitive Ectoderm allmählich zum Schluss gelangt. Wir sahen, dass die anfangs bandförmige Rumpfplatte sich gegen den Rücken umbog und ihr Ende gegen die Scheitelplatte vorrückte. Auf einem Medianschnitt erscheint der Embryo eines solchen Stadiums, weil die bandförmige Rumpfplatte in der Medianlinie liegt, beinahe ganz vom

definitiven Ectoderm umschlossen (Fig. 158 *E*), doch ist diess in Wirklichkeit nicht der Fall, denn obwohl sich der ventrale und dorsale Theil der Rumpfplatte auch seitlich ausdehnten, so blieben sie doch an beiden Seiten noch durch einen breiten Spalt getrennt. Jetzt wachsen nun die ventralen und dorsalen Theile der Rumpfplatte noch mehr seitlich aus und verschmelzen schliesslich in den Seitenlinien; ausserdem

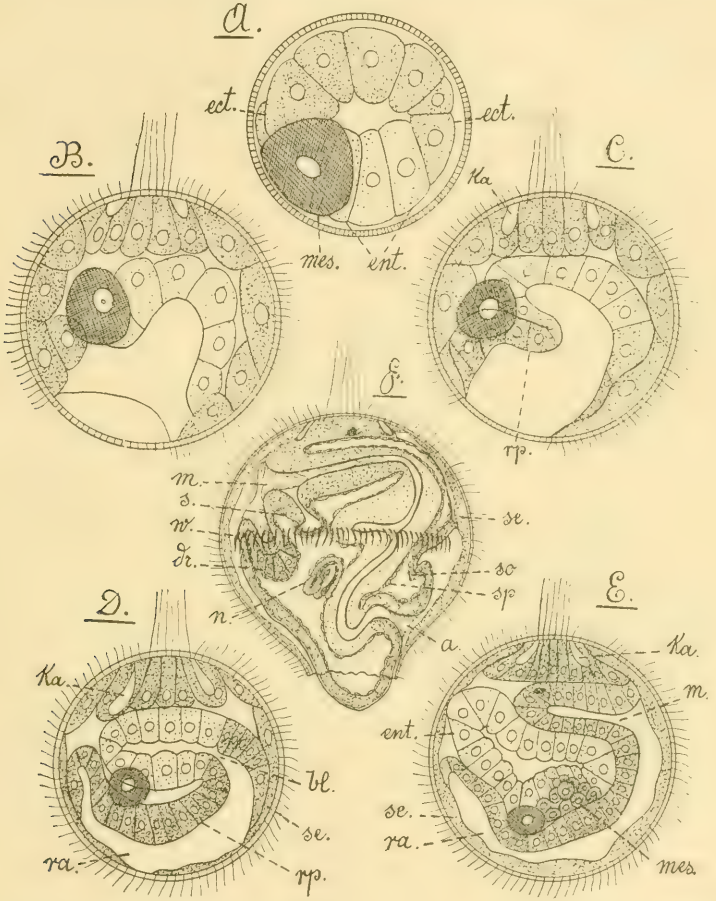


Fig. 158. *A*—*F* Entwicklungsstadien von Sipunculus nudus (nach Hatschek). *A* Blastula, *B* Gastrula, *C*—*E* weitere Stadien, in denen die Ausbildung der Kopf- und Rumpfplatte stattfindet, *F* Embryo während des Ausschlüpfens.

a After, *bl* Blastoporus, *dr* Anhangsdrüse des Vorderdarms, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *ka* Kopfamnionhöhle, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *n* Nephridium, *ra* Rumpfamnionhöhle, *rp* Rumpfplatte, *s* Schlundkopf, *se* Serosa, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *w* Wimperkranz.

Das Ectoderm ist fein, das Entoderm grob punktirt, das Mesoderm schraffirt.

findet die völlige Verwachsung mit der Kopfplatte statt (Fig. 158 *E* u. *F*). — Eine Ectodermeinsenkung am hinteren dorsalen Theil der Larve liefert den Enddarm und verschmilzt mit dem Entoderm. Dasselbe thut nun auch die tiefe und voluminöse Anlage des Vorderdarms. Am Oesophagus treten zwei Einstülpungen auf, eine vordere, die sich

zu einer Drüse mit wimperndem Ausführungsgang gestaltet, und eine hintere, die Anlage des Schlundkopfes (Fig. 158 *F*, *dr* u. *s*). Im Umkreise des Körpers hinter der Mundöffnung kommen starke Wimpern zum Vorschein und bilden den postoralen Wimperkranz (Fig. 158 *F*). Nunmehr ist der Embryo reif zum Ausschlüpfen. Er hatte bis jetzt seine kuglige Gestalt bewahrt. Zur Zeit des Ausschlüpfens geht dieselbe aber in die definitive Form der Larve über, indem hinter dem Wulst, welcher den Wimperkranz trägt, eine Einschnürung auftritt, die den breiten Vordertheil des Körpers gegen den kegelförmigen Hintertheil absetzt (Fig. 159). Gleichzeitig dehnt sich der ganze Körper, und seine Zellwände werden infolgedessen dünner. Das Ausschlüpfen selbst erfolgt dadurch, dass das zugespitzte Ende der Larve gegenüber von der Scheitelplatte die Serosa sowie Eihaut durchbricht und hier nach aussen tritt (Fig. 158 *F*). Die Verbindung mit der Serosa, soweit sie noch vorhanden ist, reisst, und der Wimperschopf der Scheitelplatte zieht sich durch die Poren der Eihaut hindurch, um der Larve erhalten zu bleiben. Die Eihaut selbst sitzt der Larve noch eine Zeit lang wie ein Helm auf.

Die Larve von Sipunculus hat mit der Trochophora grosse Aehnlichkeit, zeichnet sich vor dieser aber durch das Fehlen des präoralen Wimperkranzes und das starke Zurücktreten des präoralen Theiles oder Kopflappens aus (Fig. 159). Infolgedessen kommt die Scheitelplatte in die Nähe des Mundes zu liegen, welch letzterer sich bis ziemlich an das Vorderende der Larve verschoben hat. Am Darmcanal sind die gewöhnlichen drei Abschnitte zu unterscheiden, doch mündet der Enddarm dorsal nach aussen (Fig. 159), was übrigens auch bei Annelidenlarven vielfach beobachtet wird. Eine Kopfniere wurde bisher nicht nachgewiesen. Die innere Organisation steht auf höherer Stufe, als diess im Allgemeinen bei der Trochophora der Fall ist, und entspricht zum Theil schon derjenigen des fertigen Thieres. Es gilt diess z. B. für die Anordnung des Mesoderms. Wir sehen dasselbe als somatisches und splanchnisches Blatt die Körper und Darmwand bekleiden, doch liefert nach Hatschek das erstere auch die Bekleidung von Vorder- und Enddarm, so dass vom splanchnischen Blatt allein der Ueberzug des entodermalen Darmtheiles (des Mitteldarmes) herrührt. Vom somatischen Blatt stammen auch die vier Retractoren des vorderen Körpertheils her, welche bereits bei der Larve ausgebildet sind und sich von der Kopfgegend bis zum After erstrecken (Fig. 159 *r*). Infolge dieser Einrichtung kann der vordere Theil der Larve in den hinteren eingestülpt werden. Ein hinter dem

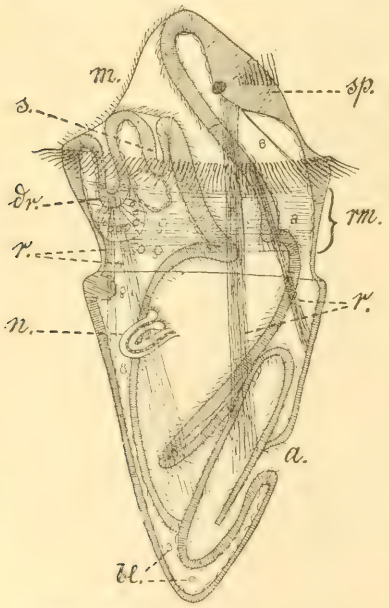


Fig. 159. Larve von Sipunculus nudus (nach Hatschek).

a After, *bl* Blutkörperchen ähnliche Zellen, *dr* Anhangsdrüse des Vorderdarms, *m* Mund, *n* Nephridium, *r* Retractoren, *rm* Ringsmuskel, *s* Schlundkopf, *sp* Scheitelplatte.

Wimperkranz gelegener Ringmuskel (Fig. 159 *rm*) dient zum Verschluss der Einstülpungsöffnung bei der in diesem Zustande beinahe kugelförmigen Larve.

Vom somatischen Blatt des Mesoderms werden auch die paarigen Nephridien geliefert, welche in ihrem Bau denjenigen der Anneliden entsprechen. Schon auf einem ziemlich frühen Stadium des Embryos unterschied sich eine Mesodermzelle durch ihre auffällig gelbe Färbung von den übrigen. Zu ihr traten dann einige weitere Zellen hinzu. Das ganze Gebilde nahm Schleifenform an und ein Canal höhlte sich in seinem Innern aus (Fig. 158 *F* u. 159 *n*). — Ebenfalls vom Mesoderm abstammend, findet man in der Leibeshöhle freie, Blutkörperchen ähnliche Zellen, die sich von dem Peritonealepithel loslösten.

Die Umwandlung der Sipunculuslarve in das ausgebildete Thier spricht sich zunächst in dem bedeutenden Wachsthum des Rumpfes und in dem Zurücktreten des Kopfabschnittes aus. Verbunden ist damit die völlige Verlagerung des Mundes an das Vorderende und das weitere Vorrücken des Afters, letzteres bedingt durch das raschere Wachsthum des hintersten Körpertheils. Der Wimperkranz wird allmählich rückgebildet. Er hat nichts zu thun mit der Ausbildung der Tentakel, die als Ausstülpungen des Mundrandes ihren Ursprung nehmen. — Aus den unteren Lagen der Scheitelplatte, welche mehrschichtig geworden ist, geht das Gehirn hervor. Das Bauchmark entsteht, von vorn nach hinten fortschreitend, aus einer Ectodermverdickung der ventralen Mittellinie. Von seinem Vorderende wachsen die Schlundcommissuren gegen das Gehirn hin, also in umgekehrter Richtung, als das Wachsthum des Bauchmarkes vor sich geht und das Auswachsen der Scheitelplatte in die Commissuren bei den Anneliden stattfindet. —

Zu den beiden Pigmentflecken, die schon bei der Larve in Verbindung mit der Scheitelplatte entstanden waren (Fig. 158 *F*), kommen zwei weitere hinzu. — Die provisorischen Organe des Darmes, die Drüse und der sog. Schlundkopf, werden rückgebildet; der Darm selbst nimmt an Länge zu und legt sich in mehrere Schlingen (Fig. 159). An der dorsalen Seite des Darmes entsteht aus dessen Mesodermbekleidung erst sehr spät ein Blutgefäss. Weit früher differenzirte sich aus dem somatischen Blatt die Rings- und Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauchs. Eine eigenthümliche Veränderung sollen die Nephridien durchmachen, indem sie sich nach innen bläschenförmig abschliessen, während ihre äussere Oeffnung erhalten bleibt.

Das Verhalten der Nephridien erinnert an die von Schauinsland gemachten Angaben, dass die Nephridien bei den Priapuliden geschlossen sind und einestheils mit ihrem blinden Ende als Excretionsorgan functioniren, anderntheils aber mit den keimbereitenden Organen direct in Verbindung stehen, ja nach Schauinsland's Darstellung dieselben sogar aus sich hervorgehen lassen. So wäre auch bei geschlossenen Nephridien ihre Function als Ausleitungsapparat der Genitalproducte erklärlich. Doch muss bemerkt werden, dass man die Nephridien des ausgebildeten Sipunculus als nach der Leibeshöhle hin offen beschrieben findet und dass die Geschlechtsdrüsen als Wucherungen des Peritonealepithels aufgefasst werden, deren Producte in die Leibeshöhle und von da in die Trichter der Nephridien gelangen.

2. Die Entwicklung von Phascolosoma.

Nach Selenka's Darstellung gestaltet sich die Entwicklung von Phascolosoma elongatum weit einfacher als die des Sipunculus. Infolge der inäqualen Furchung entsteht eine epibolische Gastrula,

die aber nach der baldigen Theilung der Makromeren und Einstülpung derselben in eine Art Invaginationsgastrula übergehen soll. Bald treten Wimpern auf, welche wie bei Sipunculus die Eihaut durchsetzen. Sie bilden einen Schopf am Scheitelpol und einen postoralen Wimperkranz, doch ist auch ein präoraler Wimperkranz vorhanden, so dass bei Phascolosoma die Uebereinstimmung mit der Trochophora eine grössere ist. Der Blastoporus soll direct zum Munde werden; der After liegt auch hier an der Dorsalseite. Die Bildung einer Embryonalhülle wird von Selenka nicht beschrieben, vielmehr giebt dieser Forscher an, dass die Eihaut in die Cuticula der Larve übergeht, wie diess früher schon von einigen Anneliden dargestellt wurde. Der Embryo bezw. die Larve streckt sich dann einfach in die Länge, so dass hier ein ziemlich ähnliches Stadium wie bei Sipunculus auf weit einfacherem Wege erreicht wird.

Die Larve, welche als eines der letzten Stadien von Selenka beobachtet wurde, ist lang gestreckt (Fig. 160). Der weit umfangreichere Rumpf wird von dem kleinen Kopfabschnitt durch einen dicken kragenähnlichen Wulst getrennt, welcher den postoralen Wimperkranz trägt. Ein grosser Theil des Kopfes wird von dem breiten präoralen Wimperkranz eingenommen, und am Vorderende ragt der Wimperbüschel der Scheitelplatte vor. Der Kopf trägt zwei Augenflecke. Vor dem Kragen treten die Haken auf, welche die Bewaffnung des ausgebildeten Thieres bilden. Am Rumpf entstehen zwei Paare steifer Borsten von denen je eine einer Ectodermzelle angehört (Fig. 160). Zu ihnen kommt später ein drittes Paar hinzu. Selenka ist geneigt, sie den Borsten der Chätopoden zu vergleichen. Letztere entstehen ja allerdings auch als ectodermale Bildungen, doch nicht auf so einfache Weise, wie es hier der Fall ist.

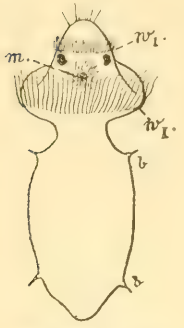


Fig. 160. Larve von Phascolosoma elongatum (nach Selenka).
b Borsten, *m* Mund, w_I präoraler, w_{II} postoraler Wimperkranz.

Allgemeines.

Bei der geringen Kenntniss, welche wir von der Entwicklung der verschiedenen Sipunculidengattungen besitzen, ist es schwierig, über die systematische Stellung dieser Abtheilung ein Urtheil abzugeben. Noch bis in die neuere Zeit pflegten die Sipunculiden mit den Echiuriden zu der Gruppe der Gephyreen zusammengefasst zu werden. Die Gründe, welche zu dieser Vereinigung führten, waren mehr äusserer Natur. Eine Vergleichung der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Daten ergiebt, dass beide Abtheilungen keine besondere Uebereinstimmung aufweisen. Der sog. Rüssel der Echiuriden entspricht dem verlängerten Kopflappen der Larve; der Mund liegt an seinem Grunde, bei den Sipunculiden jedoch an der Spitze des Rüssels. Der Kopflappen tritt schon an der Larve völlig zurück (vgl. Fig. 159, pag. 240 und Fig. 146, pag. 206). Auffällig sind die Unterschiede in der Gestaltung des Nervensystems und besonders der Muskulatur, welche die Sipunculiden von den Echiuriden und zugleich auch von den Anneliden trennen. Inwieweit und ob sich diese Unterschiede allerdings bei einer umfassenderen Kenntniss der Sipunculiden-Entwicklung aufrecht erhalten

liessen, scheint sehr fraglich. Der Hauptpunkt ist der, ob die Sipunculiden von segmentirten Formen abzuleiten, d. h. mit den Anneliden in Beziehung zu setzen sind, oder nicht. Bei den Echiuriden sahen wir in der Larve eine Segmentirung angelegt und erhielten dadurch, wie auch durch die übrigen Organisationsverhältnisse der Larve Aufschluss über ihre Zugehörigkeit zum Annelidenstamm. Bei Sipunculus fehlen solche Andeutungen. Zwar spaltet sich auch hier das Mesoderm, von vorn nach hinten vorschreitend, in zwei Blätter und erfolgt die Differenzirung des im Uebrigen durch seine unpaare Anlage wiederum abweichenden Nervensystems in derselben Richtung, aber es wird auch vorübergehend keine Segmentirung angelegt, eine Kopfniere ist nicht vorhanden, der präorale Wimperkranz fehlt, und der Kopfabschnitt der Larve tritt gänzlich zurück (Fig. 159, pag. 240). Was die Bildung der Embryonalhüllen anbetrifft, so könnte dieselbe eine spätere Erwerbung sein, zumal sie bei Phascolosoma fehlen soll. Bei letzterer Form tritt übrigens Selenka für die Andeutung einer Segmentirung durch die sog. Borstenpaare ein, ohne dass man diese Ausführungen für beweisend halten könnte.

Als Endergebniss ist hinzustellen, dass zwar die Sipunculiden in Bau und Entwicklung Anklänge an die Anneliden nicht verleugnen, dass aber bisher keine Berechtigung vorliegt, sie mit denselben zu vereinigen. Wir reihen sie hier den Anneliden an, weil bestimmte Beziehungen zu einer anderen Abtheilung des Thierreichs nicht nachweisbar sind und weil sie sich durch die Form ihrer Larven am ersten den Anneliden anschliessen. Eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu Phoronis und den Molluscoiden scheint uns bisher nicht sicher genug erkennbar zu sein.

Litteratur.

1. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arb. Zool. Institut Wien. 5. Bd. 1884.*
2. **Selenka, E.** *Eifurchung und Larvenbildung von Phascolosoma elongatum Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*
3. **Selenka, E.** *Die Sipunculiden. Wiesbaden 1883.*
4. **Schauinsland, H.** *Die Excretions- und Geschlechtsorgane der Priapuliden. Zool. Anz. 9. Bd. 1886.*

XII. Capitel.

CHAETOGNATHEN.

Die Chätognathen nehmen sowohl hinsichtlich ihres Baues, als auch hinsichtlich ihrer Entwicklungsweise eine vollständig isolirte Stellung ein. Wenn sie sich durch Eigenthümlichkeiten des Baues noch am meisten den Anneliden nähern, so unterscheiden sie sich durch wichtige Züge der Entwicklungsgeschichte gerade von dieser Gruppe. Zu den characteristischsten Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Chätognathen sind zu zählen: die Entstehung des Mesoderms durch Bildung zweier Urdarmdivertikel und die frühzeitige Sonderung der Geschlechtsanlage. Durch den Mangel eigenthümlicher Larvenformen giebt sich die Entwicklung der Chätognathen als eine abgekürzte zu erkennen. Ihre Entwicklungsgeschichte ist vor Allem durch Gegenbaur, Kowalevsky, Bütschli und O. Hertwig bekannt geworden.

Die Eier der Chätognathen (Sagitta) werden nach erfolgter Befruchtung ins umgebende Wasser abgelegt. Sie sind rund, durchsichtig und enthalten zahlreiche, wasserhelle Dotterkügelchen. Sie werden von einer Dottermembran und einem äusseren Gallertmantel umhüllt. Die Furchung muss als eine totale und äquale bezeichnet werden und führt zur Ausbildung einer regelmässigen Blastula, welche durch die hohe, prismatische Gestalt ihrer Zellen, die sich um eine verhältnissmässig kleine Furchungshöhle gruppiren, characterisirt ist. Bald flacht sich die eine Hälfte des Embryo's ab und stülpt sich ein, wobei die Furchungshöhle auf einen Spalt reducirt wird. Es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer sehr regelmässigen Invaginationsgastrula (Fig. 161 *A*), deren Urmund sich bald verengert. Frühzeitig machen sich im Grunde der Urdarmeinstülpung, dem Blastoporus gerade gegenüber, zwei grössere Zellen, die Genitalzellen, bemerkbar. Eine Ebene, welche diese beiden Zellen von einander trennt, entspricht der späteren Symmetrieebene. Im weiteren Verlaufe treten die Genitalzellen aus dem epithelialen Verbande der Urdarmwandung heraus und gelangen in die Urdarmhöhle. Hierbei theilen sie sich, so dass wir 4 in der Queraxe gelegene Genitalzellen unterscheiden können (Fig. 161 *B*). Von diesen repräsentiren die zwei mittleren die Anlage beider Hoden, die beiden äusseren dagegen die der beiderseitigen Ovarien. Es erfolgt nun im vorderen erweiterten Theile des Urdarms die Ausbildung zweier von vorne nach hinten fortschreitenden Falten, welche die Genitalanlage vor sich herschieben (Fig. 161 *B*) und durch deren Entwicklung der Urdarm

in drei neben einander gelegene Räume getheilt wird, von denen der mittlere den Mitteldarmraum, die beiden seitlichen dagegen die paarigen Cölomsäcke darstellen.

Während nun der Embryo sich in die Länge streckt, erfolgt der Verschluss des Blastoporus und der Durchbruch der definitiven Mund-

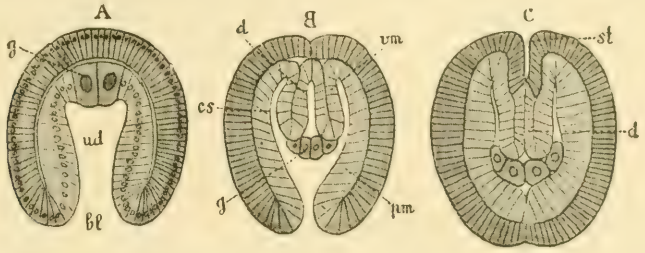


Fig. 161. Drei Embryonen von Sagitta im Stadium der Keimblätterbildung, im frontalen Längsschnitt (nach O. Hertwig aus Lang's Lehrbuch).

bl Blastoporus, *ud* Urdarm, *g* Urzellen der Geschlechtsorgane, *vm* viscerales (splanchnisches), *pm* parietales (somatisches) Blatt des Mesoderms, *d* Mitteldarmanlage, *cs* Cölomsäcke, *st* Stomodaeum (Vorderdarm).

öffnung unter Ausbildung des wahrscheinlich als Ectodermeinstülpung entstehenden Vorderdarms (Fig. 161 *C*, *st*). Das mittlere der drei früher gebildeten Divertikel erhält auf diese Weise eine Oeffnung nach vorne. Bei der Ansicht von der Dorsalseite (Fig. 162 *A*) scheinen Blastoporus und definitive Mundöffnung einander gerade gegenüber zu liegen, doch lehren seitliche Ansichten, dass der Blastoporus ein wenig, wie es scheint, gegen die ventrale Seite des Embryos gerückt ist, so dass demnach die definitive Längsaxe gegen die Gastrulahauptaxe eine etwas schiefe Lagerung einnimmt.

Bei weiterem Längenwachsthum schieben sich die beiden Falten immer weiter nach hinten (Fig. 161 *C*). Hierbei werden die beiden Urzellen der Hoden ebenfalls nach hinten geschoben (Fig. 161 *C*), während die Urzellen der Ovarien zu den Seiten der Falten gelagert sind und auf diese Weise mehr in die paarigen Cölomsäcke hineingerückt er-

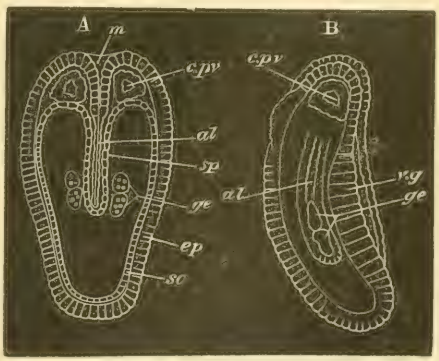


Fig. 162. Dorsalansicht und Seitenansicht eines vorgeschrittenen Embryos von Sagitta (nach Bütschli aus Balfour's Handbuch).

m Mund, *al* Darmcanal, *vg* Bauchganglionanlage, *ep* Ectoderm, *epv* Kopftheil der Leibeshöhle, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *ge* Geschlechtsorgane.

scheinen, was dem späteren definitiven Lagerungsverhältniss entspricht (Fig. 162). Der Embryo krümmt sich nun ventralwärts immer mehr und mehr ein, wobei eine ventrale Ectodermverdickung sich als Anlage des Bauchganglions bemerkbar macht (Fig. 162 *B*, *vg*). —

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung herrschen noch manche Unklarheiten. Bei einer von Bütschli untersuchten Art schnüren sich frühzeitig von den Cölomdivertikeln zwei im Kopf gelegene Abschnitte (Kopfhöhlen) ab (Fig. 162 *C*, *c.pv.*), deren Wandung hauptsächlich zum Aufbau der Muskulatur des Kopfes aufgebraucht werden soll. Bei der von O. Hertwig untersuchten Art dagegen war die Anlage solcher paarigen Kopfhöhlen nicht zu erkennen, da hier die Wände des Mitteldarms und der Cölomsäcke sich im Verlauf der weiteren Entwicklung so dicht aneinanderlegen, dass diese Organe bald nur mehr ein spaltförmiges Lumen erkennen lassen, welches schliesslich vollständig verschwindet. Wir können nun einen soliden, seitlich comprimirten Entodermstrang und zwei ebenfalls solide, laterale Mesodermmassen unterscheiden, welche in ihrem Inneren die Genitalanlagen bergen. Alle drei Stränge wachsen nach hinten aus und zwar nicht bloss im Bereiche der späteren Rumpf-, sondern auch der Schwanzregion, so dass auch letzterer eine, wenn auch weniger mächtige Entodermanlage zukommt. Dieser rudimentäre Schwanzantheil des Darmcanals wird später zur Bildung des sagittalen, die beiden Schwanzhöhlen von einander trennenden Septums verwendet und geht daselbst, ohne ein Lumen zu gewinnen, unter. In welcher Weise das Querseptum zwischen Rumpf- und Schwanzhöhlen sich ausbildet und die Afteröffnung sich entwickelt, wurde bisher ebensowenig beobachtet, als die Art der Ausbildung der Geschlechtsausführungsgänge. Von Interesse ist die mächtige Ausdehnung der zeitlebens mit der Haut vereinigt bleibenden, ventralen Ganglienmasse (Fig. 162 *B*, *vg* und Fig. 163, *bg*), welche

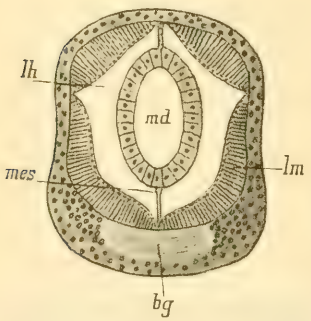


Fig. 163. Querschnitt durch den Rumpf von Sagitta (nach O. Hertwig aus Lang's Lehrbuch).

lh Leibeshöhle, *mes* Mesenterium des Darms, *md* Mitteldarm, *lm* Längsmuskulatur, *bg* Bauchganglion.

sich im jugendlichen Thiere längs der Ventralseite und der lateralen Partheen der gesammten Rumpfregion ausdehnt und erst später relativ geringere Ausdehnung zeigt. Die quergestreiften Fasern der vier Längsmuskelzüge werden nach dem Typus der epithelialen Muskulatur von den Zellen des somatischen Blattes der Cölomauskleidung (Fig. 162 *A*, *so*) abgeschieden. Die Flossen entstehen als einfache Ausstülpungen der lateralen Ectodermpartheen, während das in ihnen befindliche cuticulare Skelet wahrscheinlich als eine Abscheidung dieser Ectodermzellschicht an ihrer basalen Seite entsteht. In späteren Stadien der Entwicklung rücken im Rumpfabschnitte die beiden Cölomsäcke über und unter dem Darmcanale dicht aneinander, so dass durch ihre sich berührenden Wandungen ein dorsales und ventrales Mesenterium (Fig. 163 *mes*) gebildet wird. Die aus dem Eie schlüpfende, junge Sagitta, weist schon im Wesentlichen die Gestalt des ausgewachsenen Thieres auf.

Allgemeines. Die Frage nach der Stellung der Chätognathen im zoologischen System wird auch durch die Entwicklungsgeschichte ihrer Lösung nicht näher gebracht und kann vorläufig nur unter aller Reserve

behandelt werden. Schon von O. Hertwig wurde auf die Uebereinstimmung hingewiesen, welche zwischen dem Querschnitte durch eine Sagitta und dem von Polygordius besteht. Thatsächlich zeigt sich in dem Vorhandensein paariger, mit Epithel ausgekleideter Cölomsäcke, eines dorsalen und ventralen Mesenteriums des Darms, sowie der 4 in gefiederten Blättchen angeordneten Längsmuskelbänder, zu denen in einzelnen Fällen noch Andeutungen einer transversalen Muskulatur hinzukommen, eine bedeutsame Uebereinstimmung in der Tektonik beider Gruppen. Was uns am meisten hindert, eine sichere Entscheidung hinsichtlich der Stellung der Chätognathen zu treffen, ist die Unkenntniss, in der wir uns über das Excretionssystem derselben befinden. Die Geschlechtsorgane, vor Allem die des männlichen Abschnittes, zeigen eine bedeutende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der Anneliden, und, wenn es erlaubt ist, die Geschlechtsausführungsgänge auf umgewandelte Nephridien zu beziehen, so müssten wir den Sagitten zum mindesten zwei Rumpfsegmente zuschreiben und sie demnach als Formen auffassen, bei denen vielleicht im Anschluss an die Bewegungsweise eine ursprüngliche Segmentirung des Rumpfs nur in rückgebildeter Form sich erhalten hat.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht unterscheiden sich die Chätognathen von den Anneliden durch den Mangel eines Trochophora-ähnlichen Embryonal- oder Larvenstadiums und vor Allem durch die eigenthümliche Abfaltung des Mesoderms. Um diese Art der Mesodermbildung mit der den Anneliden zukommenden Bildung von Mesodermstreifen in Uebereinstimmung zu bringen, müsste man annehmen, dass die Mesodermelemente schon im Blastula- und Gastrulastadium sich durch Proliferation erheblich vermehrten, so dass auf diese Weise paarige Mesodermstreifen entstanden, welche in der Fläche der Urdarmwand liegen blieben, mit dem Entoderm epithelialen Zusammenhang bewahrten und sich erst später durch Divertikelbildung abtrennten. Unter dieser Voraussetzung würde es verständlich, wie selbst bei nahe verwandten Thieren zwei anscheinend so verschiedene Formen der Mesodermbildung zur Beobachtung kommen können.

Litteratur.

1. **Bütschli, O.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wiss. Zool. 23. Bd. 1873.*
2. **Gegenbaur, C.** *Ueber die Entwicklung der Sagitta. Abh. Naturf. Ges. Halle 1856. Uebers.: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 7. pag. 47.*
3. **Grassi, B.** *I Chaetognati. Fauna und Flora Neapels. Leipzig 1883.*
4. **Hertwig, O.** *Die Chätognathen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.*
5. **Kowalevsky, A.** *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Petersbourg. 7. Ser. Tom. 16. 1871.*

XIII. Capitel.

ENTEROPNEUSTEN.

Unter dem Namen Enteropneusten pflegt man den Balanoglossus, diese isolirt stehende Form, welche kaum zu einer anderen Abtheilung nähere Beziehungen erkennen lässt, für gewöhnlich den Echinodermen anzureihen. Ueber seine vermuthliche Stellung im System werden zum Schluss dieser Ausführungen noch einige Worte zu sagen sein. Um uns über die Entwicklungsvorgänge leichter verständlich zu machen, scheint es nöthig, vor deren Betrachtung einige morphologische Verhältnisse zu besprechen.

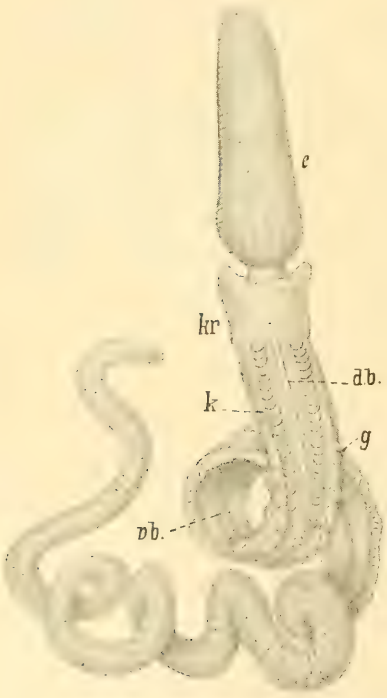


Fig. 164. Balanoglossus Kowalevskii (nach A. Agassiz).

e Eichel, *kr* Kragen, *k* Kiemenregion, *g* Genitalregion des Körpers, *d. b.* dorsales, *v. b.* ventrales Blutgefäss.

Anatomisches.

Balanoglossus besitzt einen langgestreckten wurmförmigen Körper, an dem sich äusserlich verschiedene Abschnitte unterscheiden lassen. Vorn setzt sich die sog. Eichel, weniger passend als Rüssel bezeichnet, von dem übrigen Körper ab; darauf folgt der muskulöse Kragen und auf ihn die Kiemenregion, welche allmählich in den hinteren Theil des Körpers übergeht (Fig. 164). Eichel und Kragen dienen wesentlich als Bewegungsapparat des Thieres und setzen sich daher grösstentheils aus Muskelfasern zusammen, die sich als äussere Rings- und innere Längsmuskeln unterscheiden lassen. Im Innern beider Organe befindliche Hohlräume, welche zwischen den Längsmuskeln und Bindegewebszellen frei bleiben, lassen sich durch ein oder zwei (dorsal) am Grunde der Eichel gelegene Poren von aussen her mit Wasser füllen (Fig. 165 *p*). Aehnliche Poren führen auch den Hohlräumen im Kragen Wasser

zu (Spengel). Diese Verhältnisse hat man mit denen des Wassergefässsystems der Echinodermen verglichen und wohl auch gemeint, dass man in der Eichel ein Rudiment dieses Systems vor sich habe, zumal der Hohlraum der Eichel in seiner Anlage eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entstehungsweise des Wassergefässsystems bei den Echinodermen zeigt. Sicher scheint es, dass die Eichel als Bewegungsorgan dient. Man glaubte, dass sie durch den Eichelporus Wasser von aussen her in sich aufnehme, dadurch also in ähnlicher Weise wie die Ambulacralfüsschen der Echinodermen wirke (Spengel). Andrerseits ist allerdings behauptet worden, dass Farbstoffpartikel, welche man in Wasser vertheilte, nie im Innern der Eichel gefunden wurden, der Eichelporus also nicht zur Aufnahme, sondern nur zur Ausfuhr von Stoffen aus dem Innern diene (Bateson). Diese Wahrnehmung würde insofern von besonderem Interesse sein, als die Eichel ein drüsiges als Excretionsorgan gedeutetes Gebilde enthält. — Die Fortbewegung des Balanoglossus geht auf die Weise vor sich, dass die Eichel peristaltische Bewegungen macht und sich dadurch in den Sand einschiebt. Ihr folgt der Kragen, welcher sich auf ähnliche Weise an der Fortbewegung des Thieres betheiligt. Dabei tritt der Sand in die an der Eichelbasis gelegene Mundöffnung ein, füllt allmählich den ganzen Darm aus und tritt schliesslich als ein wurstförmiger Strang am Hinterende des Körpers durch den After wieder nach aussen. So frisst sich das Thier gewissermassen durch den Sand hindurch.

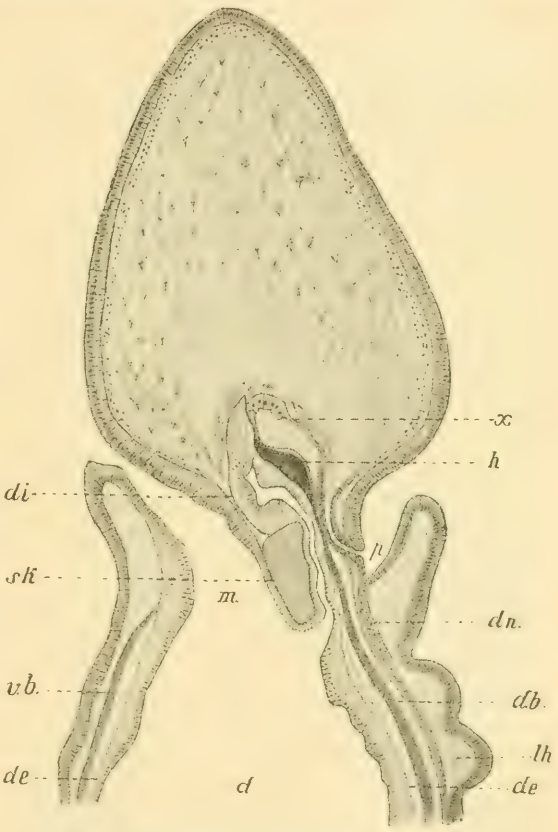


Fig. 165. Sagittaler Längsschnitt durch Eichel und Kragen von Balanoglossus sarniensis (in etwas schematisirter Darstellung nach Köhler).

d Darm, *de* Darmepithel, *d. b.* dorsales Blutgefäss, *di* Divertikel des Darms, *d. n.* dorsaler Nerv, *h* das sog. Herz, *lh* Leibeshöhle, *m* Mund, *p* Eichelporus, *sk* Skeletkörper, *v. b.* ventrales Blutgefäss, *x* die sog. Rüsseldrüse.

Der Darmcanal beginnt mit der breiten, nicht verschliessbaren Mundöffnung dicht unterhalb der Eichel (Fig. 165). Er verläuft

ziemlich gerade gestreckt nach hinten. Wichtig für die Organisation des Thieres sind die Anhangsgebilde, welche vom Darm aus entstehen und zum Theil mit ihm in inniger Verbindung bleiben. Schon in seinem Anfangstheil bildet der Darm nach der dorsalen Fläche zu eine Ausstülpung, welche sich in die Eichelbasis hinein erstreckt (Fig. 165 *di*). Zwischen die ventrale Wand dieser Ausstülpung und die Epidermis der Eichel schiebt sich der vordere Theil des sog. Rüssel- oder Eichelgestells ein (Fig. 165 *sk*), eines Skeletkörpers, dessen unpaarer Theil die beschriebene Lage hat, während zwei Schenkel, die nach hinten und unten von ihm abgehen, den Vorderdarm spangenartig umfassen. Sie liegen in Falten der Darmwand; in die Figur konnten sie nicht eingetragen werden. Dieser ganze Skeletkörper ist nach Spengel ein Product des Darmepithels, bezgl. der erwähnten Ausstülpung desselben. Diese letztere, welche also skeletbildende Eigenschaft besitzt, soll nach Bateson eine dem Chordagewebe der Wirbelthiere ähnliche Structur zeigen und wird von ihm mit der Chorda verglichen. Dem schliesst sich auch Köhler an.

Etwas weiter nach hinten am Darm, nachdem derselbe die Kragenregion des Körpers verlassen hat, treten an ihm die für die ganze Auffassung des Thieres höchst wichtigen Kiemen auf. Die Kiemen sind paarige zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene taschenförmige Aussackungen der dorsalen Darmwand (Fig. 166 *k*). Jede dieser mit Wimperepithel ausgekleideten Taschen schickt einen kurzen Gang nach oben, und dieser mündet durch einen Porus auf der Rückenfläche (Fig. 166 *p*). Aeusserlich am Körper sind die beiden Reihen von Kiementaschen durch die queren Bogenstreifen zu erkennen (Fig. 164 *k*). Nach hinten zu werden

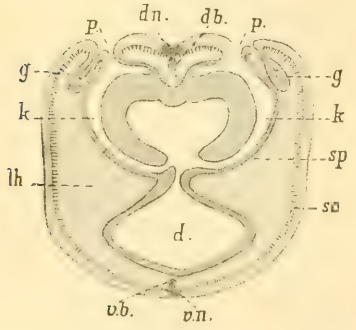


Fig. 166. Querschnitt durch die Kiemenregion von Balanoglossus minutus (nach Spengel).

d Darm, *d. b.* dorsales Blutgefäss, *d. n.* dorsaler Nerv, *g* Genitalorgane, *k* Kiementaschen, *lh* Leibeshöhle, *p* Porus der Kiementaschen, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *v. b.* ventrales Blutgefäss, *v. n.* ventraler Nerv.

diese Querbogen weniger umfangreich, was damit zusammenhängt, dass auch in späteren Lebensstufen des Thieres eine Neubildung von Kiemen stattfindet. Zur Stütze der Kiemen dient ein aus zarten Chitinspangen gebildetes Skelet, welches sich in die Wände der Kiementaschen einlagert. — Das Wasser wird durch den Mund aufgenommen, gelangt aus dem Vorderdarm in die Kiementaschen und von da durch die Rückenporen nach aussen.

Auch in den Parthieen, welche hinter der Kiemengegend gelegen sind, zeigt der Darm paarige, dorsal gelegene Ausstülpungen. Es sind diess Leberanhänge. Dieselben sind insofern auch von Einfluss auf die äussere Gestaltung des Körpers, als sie die Körperhaut vorbuchten (Fig. 164) und die Muskulatur an diesen Stellen nur schwach entwickelt ist. Der hinterste Theil des Darmes entbehrt der Anhangsgebilde und verläuft gerade gestreckt bis zum After.

Zur Befestigung des Darmes dient ein in der dorsalen und ein in der ventralen Mittellinie verlaufendes Mesenterium. Durch die Mesenterien wird die Leibeshöhle in eine rechte und linke Abtheilung getrennt, doch fliessen beide bei manchen Arten zusammen, indem das dorsale Aufhängeband durchbrochen wird. Von der Leibeshöhle des Rumpfes gesondert und auch durch ihre Entstehungsweise unterschieden, ist diejenige des Kragens, die übrigens durch Ausfüllung mit Bindegewebe und Muskulatur grösstenteils rückgebildet wird (Fig. 165). Im Rumpf dagegen soll die Leibeshöhle grösstentheils bestehen bleiben, und ihre Wand setzt sich aus der Längs- und Ringsmuskulatur des somatischen und splanchnischen Blattes zusammen (Spengel). Nach anderen Angaben soll jedoch auch die Rumpfhöhle die Natur des echten Cöloms verlieren und sich mit Bindegewebe und Muskeln erfüllen (Köhler).

In der ventralen und dorsalen Mittellinie, zwischen Darm- und Körperwand gelegen, verlaufen die zwei Hauptgefässstämme des Balanoglossus (Fig. 165 u. 166 *vb* u. *db*). Im dorsalen Gefäss fliesst das Blut nach vorn, im ventralen nach hinten. Sie geben in regelmässigen Abständen Zweige ab, die zu der Körperwand, dem Darm und den übrigen Organen verlaufen. Nach Kowalevsky sind auch zwei Seitengefässe vorhanden, welche vom Darm und den Kiemen her Gefässe in sich aufnehmen. Ihr Vorhandensein wurde auch von Köhler bestätigt. Ob das von Köhler und Bateson als Centralorgan des Blutgefässsystems angesprochene sackförmige Gebilde, welches am Grunde der Eichel liegt und allerdings mit den Körpergefässen in Verbindung steht, als Herz anzusehen ist, erscheint noch zweifelhaft. In der Fig. 165 sieht man es an der dorsalen Seite des Darmdivertikels gelegen (*h*). Darüber liegt ein Organ (*x*), dessen Bedeutung noch weniger sichergestellt ist. Es ist ein ringsum geschlossener sackförmiger Körper, dessen epitheliale Auskleidung nach vorn hin besonders voluminös erscheint (Fig. 165 *x*). Infolge der durch die Art der Lage bedingten engen Beziehung zum Blutgefässsystem sprach Spengel den vorderen Theil dieses Organs als innere Kieme (Eichelkieme) an, während Bateson und Köhler es für eine Drüse (Rüsseldrüse) erklären, welcher excretorische Function zukäme. Freilich tritt bei dieser Erklärung eine Schwierigkeit ein, nämlich das Fehlen des Ausführungsganges; denn wie der Eichelporus die Producte der ringsum geschlossenen „Drüse“ nach aussen befördern soll, was angenommen wurde, ist ohne Weiteres nicht ersichtlich. Im Uebrigen erscheint diese Deutung, beim Fehlen sonstiger Excretionsorgane, immerhin naheliegend.

Als Centralorgan des Nervensystems ist ein dicker Strang anzusehen, welcher dorsal in der Mittellinie des Kragens gelegen ist (Fig. 165 *dn*). Er soll im Innern einen Hohlraum aufweisen, welcher dem Centralcanal des Rückenmarks der Wirbelthiere zu vergleichen wäre (Bateson), der jedoch von Spengel in Abrede gestellt wird. Nach ihm wie nach Köhler ist der Innenraum von Zellsträngen durchzogen, so dass nur unregelmässige Lücken in ihm auftreten. Köhler giebt weiter das eigenthümliche Verhalten an, dass sich der Innenraum des Nervenstranges an seinem hinteren Ende nach aussen öffnen soll, indem die Zellen seiner Wandung in die Epithelzellen der Körperwand übergehen. Aehnliche Communicationen des Innenraums sollen auch am vorderen Ende auftreten (Neuroporus nach Bateson). — Von dem centralen Organ geht ein starker Nerv ab, welcher in der ganzen dorsalen Mittellinie des Körpers verläuft. Derselbe giebt seinerseits bald hinter dem Kragen

zwei Nerven ab, welche nach unten ziehen, sich in der Gegend des ersten Kiementaschenpaars vereinigen und als ventraler Mediannerv nach hinten im Körper verlaufen (Fig. 166 *vn*).

Die Genitalorgane von Balanoglossus gehören entweder noch der Kiemenregion des Körpers an oder liegen hinter dieser. Balanoglossus ist getrennt geschlechtlich. Männliche und weibliche Organe sind einander in Bezug auf Gestalt und Lage völlig gleich. Die Genitaldrüsen liegen in Form einfacher oder verästelter Schläuche zu beiden Seiten des Körpers, und ihre Ausmündungsöffnungen finden sich in einer Reihe hintereinander auf der Rückenfläche (Fig. 166 *g*). Ausser diesen lateralen Reihen von Geschlechtsorganen (Fig. 164 *g*), können auch noch zwei mediane, zwischen Kiementaschen und Rückengefäss liegende, auftreten. Bei manchen Arten lässt sich auch der auf die Kiementaschen folgende Theil des Körpers als Genitalregion bezeichnen, da hier die Geschlechtsorgane besonders stark entwickelt sind. Indem bei gewissen Arten, z. B. bei dem von Kowalevsky untersuchten B. claviger und minutus die Theile, welche die Geschlechtsdrüsen enthalten, eine starke Abplattung und seitliche Ausdehnung erfahren, entstehen dadurch flügelartige Verbreiterungen des Körpers.

Entwicklung ohne Tornarialarve.

Die Befruchtung der Eier findet wohl ausserhalb des Körpers im Meerwasser statt, wohin beiderlei Geschlechtsproducte bei der amerikanischen, von Bateson untersuchten Form (Balanoglossus Kowalevskii) durch Ruptur der Leibeswand gelangen sollen. Künstliche Befruchtung liess sich nicht vornehmen, doch fand Bateson die Eier in grosser Anzahl in dem schlammigen Sand, welchen die erwachsenen Thiere bewohnen. Die Eier sind dicht von einer zarten Hülle umgeben, die sich vom Ei abhebt, wenn die Befruchtung stattgefunden hat. Die Furchung ist eine totale und ziemlich äquale. Als ihr Resultat erscheint eine Blastula, die anfangs kugelrund ist und sich später an einer Seite abflacht. An dieser Seite erfolgt sodann eine Einstülpung, und man hat nunmehr eine typische Invaginationsgastrula vor sich. Bald verengert sich aber der anfangs weite Blastoporus bis auf einen kurzen und schmalen Spalt. Gleichzeitig bedeckt sich die Oberfläche des Embryos mit kurzen Wimpern, und in der Umgebung des Blastoporus erscheint ein Ring stärkerer Cilien. In der Folge schliesst sich der Blastoporus gänzlich. Die beiden primären Keimblätter hängen an dieser Stelle nur noch durch einen Zellenpfropf zusammen, trennen sich aber bald völlig von einander, so dass der Embryo dann aus zwei in einander liegenden getrennten Zellenblasen besteht. Gleichzeitig streckt sich der Embryo etwas in die Länge und nimmt dadurch eine Gestalt an, wie sie die

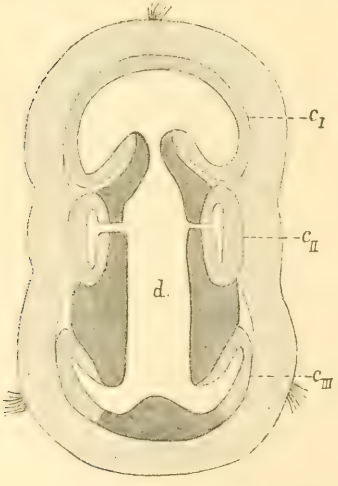


Fig. 167. Schema eines Längsschnittes durch eine Larve von Balanoglossus Kowalevskii (nach Bateson).

c_I vordere, c_{II} mittlere, c_{III} hintere Cölomsäcke, *d* Darm.

Fig. 168 *A* darstellt. Auf diesem Stadium ungefähr oder schon etwas früher durchbricht der Embryo die Eihaut und wird zur frei schwärmenden Larve, die aber nicht pelagisch, sondern am Grunde lebt und an Stellen gefunden wurde, an denen das Wasser nicht sehr tief war.

Die innere Structur der Larve ändert sich bald in einer Weise, welche eine innere Segmentirung erkennen lässt. Der längliche ringsum geschlossene Urdarm buchtet sich an seinem vorderen Ende aus und bildet zwei nach hinten gerichtete Divertikel (Fig. 167 c_I). Dieselben schnüren sich im Zusammenhang mit einander vom Urdarm ab und liegen nun als geschlossene Blase vor demselben. Desgleichen bilden sich weiter nach hinten zwei Paare von Cölomsäcken als Ausstülpungen des Urdarms (Fig. 167 c_{II} u. c_{III}), die sich ebenfalls ablösen und später als platte Säcke neben dem Darm gefunden werden. In etwas späterem Stadium bildet sich der Mund an der ventralen Fläche da, wo die Querfurche äusserlich an der Larve auftritt (Fig. 168 *A*). Der After entsteht am Hinterende der Larve in der Nähe der Stelle, wo der Blastoporus zum Schluss gelangte. Beide werden durch Verlöthung des inneren mit dem äusseren Keimblatt gebildet. — Während dieser Vorgänge macht die äussere Form der Larve wesentliche Veränderungen durch. Zuerst entsteht ungefähr in der Mitte des Körpers eine Querfurche, die sich allmählich mehr vertieft und hinter der bald eine zweite auftritt (Fig. 168 *A* u. *B*). Während die erste Furche den vorderen Abschnitt des Körpers, nämlich die Eichel, schon so früh von dem übrigen Körper absetzt, begrenzt die zweite Furche mit der ersten zusammen den späteren Kragen. Dahinter ist auch die Kiemenregion schon dadurch gekennzeichnet, dass zwei Poren als Andeutung des ersten Kiementaschenpaares auftreten (Fig. 168 *B* u. *C*, *k*). Der hinter dem Wimperreifen gelegene Abschnitt der Larve verlängert sich allmählich (Fig. 168 *C*). So sind in dieser Larve schon die hauptsächlichsten Theile vom Körper des ausgebildeten Thieres angelegt.

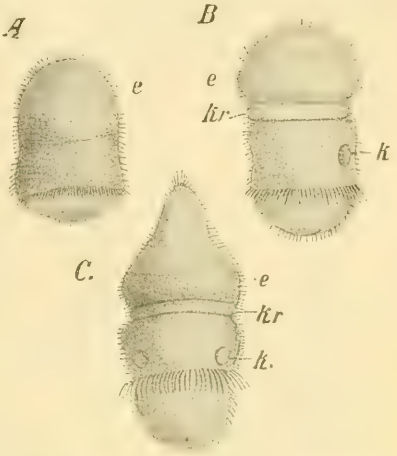


Fig. 168. *A—C* Freischwärmende Larven von Balanoglossus Kowalevskii in verschiedenen Entwicklungsstadien (nach Bateson).
e Eichel, *k* Kiemenöffnung, *kr* Kragen.

Entwicklung durch die Tornarialarve.

Nicht bei allen Arten jedoch entwickelt sich der Balanoglossus in so einfacher Weise, wie eben beschrieben, aus dem Ei zur Form des ausgebildeten Thieres, sondern er durchläuft ein Larvenstadium, dessen Gestaltung an die Larven der Echinodermen erinnert. Die als Tornaria bezeichnete Larve wurde von Joh. Müller als Echinodermenlarve beschrieben. Ihre Gestalt, die übrigens bei den verschiedenen Arten Modificationen aufweist, wird durch die Fig. 169 erläutert. An der ventralen Seite der glockenförmig gestalteten Larve liegt die Mundöffnung, von welcher der Schlund aufsteigt und sich dann nach abwärts biegt,

um in den weiten Magen überzugehen. An diesen schliesst sich der Enddarm an, der am Hinterende der Larve durch den After nach aussen mündet. An der Oberfläche der Larve tritt eine Umkränzung mit Wimperschnüren hervor, die sich aber von denjenigen der Echinodermenlarven dadurch unterscheiden, dass ihre einzelnen Abschnitte eine grössere Selbstständigkeit gewinnen. Wir unterscheiden zunächst einen präoralen von einem postoralen Wimperkranz, die beide mit mehrfachen Ausbuchtungen versehen sind (Fig. 169 *A*). Beide berühren sich am Vorderende der Larve beinahe. An dieser Stelle findet sich, der Scheitelplatte der Anneliden-larven vergleichbar, eine Ectodermverdickung mit zwei darüber gelagerten Augenflecken. Von dieser Gegend aus zieht ein contractiles Band nach hinten. Mesenchymzellen scheinen zwischen Darm und Körperwand aufzutreten. Der hintere Körpertheil der Larve wird von einem Wimperkranz umgürtet, der von der übrigen Wimperschnur unabhängig ist (Fig. 169 *A*), und ein ebensolcher kann in späteren Stadien der Larve auch noch hinter diesem auftreten.

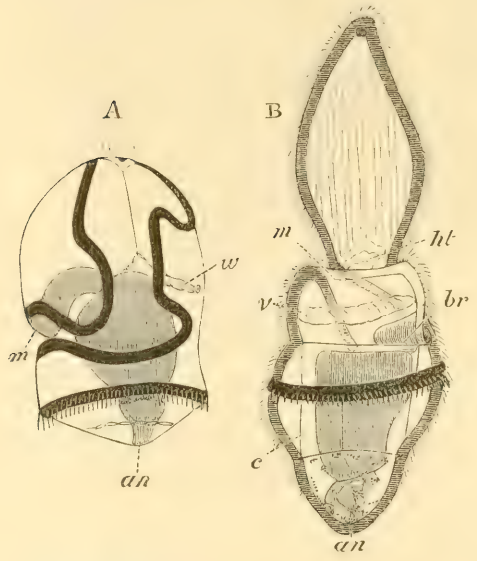


Fig. 169. *A* und *B* Tornaria und späteres Entwicklungsstadium von Balanoglossus (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch). Die schwarzen Linien bezeichnen die Wimperschnur und den hinteren Wimperring.
an After, *br* Kiementasche, *c* Leibeshöhle, *ht* „Herz", *m* Mund, *w* die sog. Wassergefässblase.

Der geschilderte Zustand der Larve wird erst allmählich während ihres freien pelagischen Lebens erreicht. Anfangs fehlen noch die queren (hinteren) Wimperkränze, und die präorale sowie postorale Wimperschnur zeigt einen einfacheren Verlauf. Die weitere Entwicklung der Tornaria besteht darin, dass ihr vorderes Ende sich auszieht und zur Eichel des Balanoglossus wird. Dabei schwindet die präorale und postorale Wimperschnur, doch bedeckt sich dafür der ganze Körper mit Wimpern (Fig. 169 *B*). An der Spitze des Vorderendes bleiben die Augenflecken vorläufig noch erhalten. Der mittlere Körperabschnitt zeigt sich von dem queren Wimperkranz umgürtet und lässt dadurch erkennen, dass die hinter ihm gelegenen Theile sich ebenfalls in die Länge gestreckt haben. Aussen am Körper und zwar auf der dorsalen Seite des Vordertheils treten zwei Oeffnungen auf, die Ausmündungen der Kiementaschen. Somit ist ungefähr das gleiche Stadium erreicht, welches wir auf directerem Wege aus der von Bateson beschriebenen Larve hervorgehen sahen. Jene einfachere Form der Entwicklung dürfte wohl als die abgeleitete, und die der Tornaria als die ursprünglichere zu betrachten sein, da das Fehlen von Mund und After bei einer frei lebenden Larve keinen ursprünglichen Zustand darstellt.

Weitere Entwicklungsvorgänge beider Typen.

Bisher fassten wir hauptsächlich die äussere Form der Tornaria ins Auge. Bezüglich der inneren Entwicklung finden wir die schon früher nach Bateson geschilderten Vorgänge bestätigt. Am Urdarm, der jedoch hier seine Verbindung mit dem Ectoderm niemals aufgiebt, bildet sich in dem jüngsten bisher beobachteten Stadium der Tornaria eine unpaare Ausstülpung (Fig. 170). Das soll die Anlage der sog. Wassergefässblase sein, die sich wie das entsprechende Organ der Echinodermenlarven auf der Rückenfläche durch einen Porus nach aussen öffnet (Fig. 169 *A*). Sie hat besonders zum Vergleich mit den Echinodermenlarven Anlass gegeben. Ausser diesem Divertikel entstehen weiter nach hinten am Darm noch zwei Paar andere Ausstülpungen (Agassiz). Es sind die Cölomsäcke, welche sich bald vom Darm ablösen und sich als zwei Paar plattgedrückter Blasen zu beiden Seiten neben den Darm lagern. Indem sie sich bald bedeutend erweitern, legen sich ihre Wände als splanchnisches und somatisches Blatt der Darm- und Körperwand an[1]). Dorsal und ventral bildet sich ein die beiderseitigen Leibeshöhlensäcke trennendes Mesenterium, von denen aber das dorsale nach Spengel später rückgebildet werden kann. Das hinterste Paar von Cölomsäcken

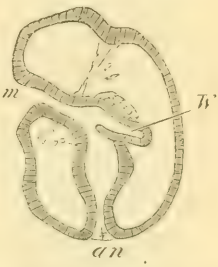


Fig. 170. Frühes Stadium einer Tornaria (nach Goette aus Balfour's Handbuch).

m Mund, *an* After, *w* die sog. Wassergefässblase.

liefert den grössten Theil der Leibeshöhle, nämlich diejenige des ganzen Rumpfes, während die Leibeshöhle des Kragens aus dem vorderen Paar hervorgeht und die Eichelhöhle aus der sog. Wassergefässblase gebildet wird (Spengel). Die Uebereinstimmung der letzteren mit den paarigen Gebilden weist darauf hin, dass auch sie ursprünglich die gleiche Bedeutung besassen, und das Auftreten zweier Eichelporen bei Balanoglossus Kupfferi scheint die paarige Anlage auch dieses vorderen Cölomsackes anzudeuten. Der Eichelporus geht aus dem Rückenporus der Tornaria hervor. Bei dem das Tornaria-Stadium nicht durchlaufenden Balanoglossus bildet der vordere Cölomsack, wie ihn Bateson direct bezeichnet, einen zipfelförmigen Fortsatz, dessen Ende mit dem Ectoderm verlöthet und nach aussen durchbricht.

Nachdem sich vom Urdarm die Cölomsäcke losgelöst haben, liefert das zurückbleibende Entoderm in Form einer nach vorn gerichteten Ausstülpung das am Grunde der Eichel liegende Darmdivertikel (vgl. Fig. 165 *di*), und von diesem geht wahrscheinlich die Bildung des Eichelgestells aus. Schon früher haben sich aber etwas weiter nach hinten am Darm als paarige Ausstülpungen desselben die Kiementaschen gebildet. Sie sind nach der dorsalen Fläche gerichtet (Fig. 169 *B*) und verbinden sich bald mit dieser, indem sie durch einen anfangs ziemlich weiten Porus

[1]) Ganz entsprechende Verhältnisse treten auch bei dem sich nicht durch eine Tornaria entwickelnden Balanoglossus Kowalevskii auf, wie die Fig. 172 (pag. 257) erkennen lässt.

nach aussen münden (Fig. 168 *C*). Bei mehreren Formen wurde zuerst nur ein Paar von Kiementaschen beobachtet (Fig. 168 *C* u. 169 *B*), bei der von Agassiz untersuchten Tornaria treten dagegen vier Paare von Kiementaschen gleichzeitig auf (Fig. 171). Die anfangs so einfache Gestaltung der Kiementaschen complicirt sich später, indem ihre Wände sich falten und die Skeletspangen zwischen ihnen gebildet werden. Die Bildung neuer Kiementaschen nimmt noch ihren Fortgang, wenn der Balanoglossus schon längst seine definitive Gestaltung angenommen hat. — Hinter der Kiemenregion kommen, nachdem der hintere Theil des Körpers bereits bedeutend in die Länge gewachsen ist, die paarigen Ausstülpungen des Darmes zu Stande, die als Leberanhänge gedeutet werden. —

In der Tornaria findet man neben der sog. Wassergefässblase, oder sogar in eine Vertiefung derselben eingesenkt, ein rundes Bläschen, welches gewöhnlich als Herz der Tornaria bezeichnet worden ist. (Fig. 169 *B* u. 171 *ht*). Diesen Namen verdient es deshalb nicht, weil aus ihm (nach Spengel) dasjenige Organ hervorgehen soll, welches Bateson und Köhler als den sackförmigen hinteren Theil der „Rüsseldrüse" bezeichnet haben (vgl. Fig. 165). Bei Balanoglossus Kowalevskii entsteht die Rüsseldrüse durch Spaltung aus dem Gewebe des vorderen Cölomsackes, nachdem sich dasselbe bereits im Innern der Eichel ausgebreitet hatte. Diese Entstehungsweise scheint uns darauf hinzudeuten, dass auch das sog. Herz der Tornaria aus der Wassergefässblase oder dem vorderen Cölomsack, was dasselbe besagt, hervorgehen mag.[1]) Das frühe Auftreten des Organs in der Tornaria spricht für die Erklärung, welche man dem ausgebildeten Organ gegeben hat. Auch in anderen Abtheilungen des Thierreichs sehen wir das Excretionssystem sehr frühzeitig angelegt werden.

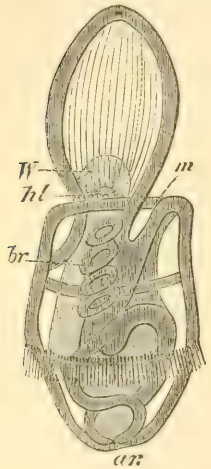


Fig. 171. Entwicklungsstadium von Balanoglossus (nach Agassiz aus Balfour's Handbuch).
an After, *br* Kiementaschen, *ht* „Herz", *m* Mund, *W* die sog. Wassergefässblase.

Als ein Spalt in dem Mesodermgewebe der Eichel legt sich nach Bateson auch das für das eigentliche Herz erklärte Organ an. Dieser Spalt tritt zwischen der Anlage der „Rüsseldrüse" und dem Darmdivertikel auf und umgiebt sich erst allmählich mit fester Wandung. Ob er von Anfang an mit den Blutgefässen des Körpers in Verbindung steht, ist nicht nachgewiesen. Die Blutgefässe entstehen wohl in ähnlicher Weise wie das vermeintliche Centralorgan aus dem Mesoderm.

Die Genitalorgane treten in ihrer ersten Anlage als birnförmige Säckchen auf und befinden sich in engem Zusammenhang mit dem Ectoderm, was Bateson veranlasst, sie von letzterem und nicht vom Mesoderm herzuleiten, wie es natürlicher schiene, zumal sich in dieser Zeit Mesodermgewebe bereits dem Ectoderm dicht angelagert findet. Uebrigens erklärt Bateson den Ursprung der Genitalorgane als noch nicht sicher erwiesen.

Der Centraltheil des Nervensystems entsteht nach Bateson auf die Weise, dass sich in der Mittellinie des Kragens von der untersten Zellenlage

[1]) Spengel giebt allerdings an, dass das „Herz" als eine Verdickung der Epidermis neben dem Eichelporus gebildet würde, doch lässt sich diese Angabe vielleicht mit der oben ausgesprochenen Vermuthung vereinigen, indem in diesem Falle die Bildung des sog. Herzens erst später erfolgte, nämlich als die Auskleidung des Innenraums der Eichel durch die „Wassergefässblase" schon vor sich gegangen war. Doch ist das nur Vermuthung.

dse Ectoderms eine Parthie von Zellen in eigenthümlicher Weise differenzirt und sich schliesslich in der ganzen Länge des Kragens von dem Ectoderm ablöst (Fig. 172 *n*). Dieser Process soll übrigens vor einer oberflächlichen Einsenkung des Ectoderms begleitet werden, die sich als dorsale, mit Wimpern versehene Längsfurche an dem soeben erst zur Ausbildung gelangten Kragen der jungen Larve bemerklich macht (Fig. 172 nach Bateson). Auch Spengel spricht von einer Bildung des Nervensystems infolge einer dorsalen Einstülpung in der Mittellinie des Kragens. Doch sind die Hohlräume, welche sich beim ausgebildeten Thier im Centralnervensystem finden, nicht auf eine dem Neuralrohr der Vertebraten vergleichbare Bildung zurückzuführen, sondern sie entstehen in der vom Ectoderm abgespaltenen Zellenlage wohl durch Auftreten von Lücken. An den Enden des centralen Stranges allerdings, wo derselbe in die indifferenten Zellen des Ectoderms übergeht und wo das letztere bedeutend dünner ist, scheint sich eine Art von Faltungsprocess zu vollziehen; auch soll hier das Lumen des centralen Stranges mit der Aussenwelt communiciren (Neuroporus ?). Beziehungen der dorsalen Rinne zum Blastoporus scheinen nicht vorhanden zu sein, da die Rinne nicht so weit nach hinten reicht. Eine directe Anlehnung an die bei den Chordoniern auftretenden Verhältnisse ist hierin also nicht gegeben (vgl.

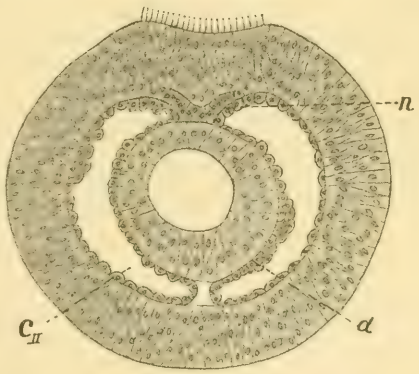


Fig. 172. Querschnitt durch den vorderen Theil des Kragens einer Larve von Balanoglossus Kowalevskii, die sich ungefähr im Stadium der Fig. 168 *B* (pag. 253) befindet (nach Bateson). Oben erkennt man die dorsale bewimperte Rinne.

d Darm, *n* Anlage des Nervenstranges, c_{II} Höhlung des mittleren Cölomsackes, der sich bereits als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand anlegte.

weiter unten). — Wie die Haupttheile des centralen Nervensystems differenziren sich auch dessen periphere Abschnitte aus den unteren Zellschichten des Ectoderms, welches nach Bateson allenthalben reiche Ansammlungen von Sinneszellen aufweist.

Allgemeines. Die äussere Aehnlichkeit der Tornaria mit den Echinodermenlarven und das Auftreten der durch einen Rückenporus ausmündenden Wassergefässblase hat veranlasst, dass man den Balanaglossus zu den Echinodermen in Beziehung brachte. Dementsprechend hat man die Eichel, deren Auskleidung von der sog. Wassergefässblase geliefert wird, als letzten Rest des Wassergefässsystems, als den einzig übrig gebliebenen Ambulacraltentakel aufgefasst. — Für die Echinodermen characteristisch ist neben dem Wassergefässsystem die Beschaffenheit der mit Kalkgebilden versehenen Haut. Der gänzliche Mangel der Kalkkörper und die andersartige Beschaffenheit der Haut lässt uns bei der sonstigen Verschiedenheit des ganzen Körperbaues auch auf jene Deutung der Eichel kein grosses Gewicht legen. — Eine Vergleichung der Tornaria mit den Echinodermenlarven ist schwer durchzuführen, da die für die letzteren so characteristischen Wimperschnüre hier eine ganz andere Vertheilung

zeigen. Zudem scheint die Tornaria eine Art von Scheitelplatte zu besitzen, welche den Echinodermenlarven fehlt. Augenflecke weisen dieselben ebensowenig auf. So erscheint die Aehnlichkeit zwischen der Tornaria und den Echinodermenlarven mehr äusserlicher Natur. Der Besitz einer Scheitelplatte und des davon ausstrahlenden Stranges weist eher auf Beziehungen der Tornaria zu der Trochophora hin.

Das paarweise Auftreten hinter einander liegender Cölomsäcke bei Balanoglossus deutet auf eine Segmentirung hin, und hier würde sich allerdings eine Uebereinstimmung mit den Echinodermen ergeben, wenn sich die Angaben bewahrheiten sollten, dass auch bei letzteren mehrere Paare von Cölomsäcken gebildet werden (vgl. pag. 275). Diese innere Gliederung der Larve gelangt später zur Rückbildung und diejenige Gliederung, welche am ausgebildeten Balanoglossus zu erkennen ist, hat nichts mit ihr zu thun.

Indem man nach Beziehungen des besonders durch den Besitz von Kiemen characteristisch erscheinenden Balanoglossus im Thierreich ausschaute, ist man auch zu einer Vergleichung desselben mit den Chordaten gelangt, ohne dass bisher eine sichere Basis für ein derartiges Vorgehen existirte. Man hat bei dieser Vergleichung besonders an Amphioxus gedacht und sie besonders auf die Kiemen, auf das von den Autoren als Chorda angesprochene Darmdivertikel mit seinem Skeletkörper und auf die Bildungsweise des Nervensystems gegründet. Eine auffällige Aehnlichkeit ist zwischen den vorderen Cölomsäcken des Balanoglossus und den ebenfalls schon sehr früh auftretenden vordersten Urdarmdivertikeln des Amphioxus zu bemerken, von denen sich das eine stark erweitert und mit einem flimmernden Canal nach aussen öffnet, ähnlich der sog. Wassergefässblase oder dem vorderen Cölomsack der Balanoglossuslarve.

Litteratur.

1. u. 2. **Agassiz, A.** *Notes on the embryology of Starfishes (Tornaria), Annals Lyceum Natural History New York. Vol. 8. 1867. The History of Balanoglossus and Tornaria. Mem. Amer. Acad. Arts and Sc. Vol. 9. 1867.*

3—5. **Bateson, W.** *Early and later stages in the development of Balanoglossus. The ancestry of Chordata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24—26. 1884—86.*

6. **Fewkes, J. W.** *On the development of certain Worm Larvae. Bulletin Mus. Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Mass. Vol. 11. 1883—85. (Beschreibung einer in Newport gefundenen Tornaria.)*

7. **Giard, A.** *Systematic position of Balanogl. Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. 2. 1882.*

8. **Goette, A.** *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anat. 12. Bd. 1876.*

9 u. 10. **Koehler, R.** *Contributions à l'étude des Entéropneustes. Internat. Monatsschr. Anat. u. Hist. 3. Bd. 1886. Sur la parenté du Balanogl. Zool. Anz. 1886.*

11. **Kowalevsky, Alex.** *Anatomie des Balanoglossus delle Chiaje. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. VIIe. sér. T. 10. 1867.*

12. **Marion, M. A. F.** *Etudes zoologiques sur deux espèces d'Entéropneustes etc. Arch. Zool. Exp. et Gén. II. sér. T. 4. 1886.*

13 u. 14. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. 1. Ueber Tornaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1870. Ueber die systematische Stellung von Balanoglossus. Zool. Anz. 4. Bd. 1881.*

15. **Müller, Joh.** *Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandl. der Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1849 u. 1850.*

16. **Schimkewitsch, W.** *Ueber Balanoglossus Mereschk. Zool. Anz. 1888.*

17 u. 18. **Spengel, J. W.** *Ueber den Bau und die Entwicklung des Balanoglossus. Amtl. Ber. der 50. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte in München. 1877. Zur Anatomie des Balanoglossus. Mittheil. aus der Zool. Stat. Neapel. 5. Bd. 1884.*

XIV. Capitel.

ECHINODERMEN.[1])

Die Entwicklung bietet in den fünf Abtheilungen der Echinodermen so vieles Gemeinsame, dass wir dieselben möglichst im Zusammenhang abhandeln werden. Wir unterscheiden in der Entwicklung der Echinodermen die folgenden vier Perioden:

1) *Die Bildung der primären Keimblätter und des Mesenchyms, sowie die Anlage von Mund und After.*
2) *Die Entstehung des Enterocöls und Hydrocöls.*
3) *Die Ausbildung der typischen Larvenformen.*
4) *Die Umwandlung der Larve in das Echinoderm.*

1. Die Bildung der primären Keimblätter und des Mesenchyms, sowie die Anlage von Mund und After.

Soweit bekannt, ist die Furchung des Echinodermeneies immer eine totale. Bei den Holothurien (Synapta) zeigt sie sich zudem als eine völlig äquale, während sie bei den Seesternen und Seeigeln weniger regelmässig verläuft. Inmitten des durch die Furchung entstandenen Zellenhaufens bildet sich schon während dieser ein Hohlraum, der sich im ferneren Verlauf der Furchung mehr ausweitet und zu einem umfangreichen Blastocöl wird. Das Resultat der Furchung ist stets eine Coeloblastula. Auch das nächstfolgende Entwicklungsstadium zeigt im Wesentlichen eine Uebereinstimmung der verschiedenen Echinodermengruppen, indem es bei ihnen allen durch eine Invaginationsgastrula repräsentirt wird. In den Einzelheiten treten bei den verschiedenen Formen allerdings gewisse Abweichungen von dem gemeinschaftlichen Entwicklungsplan auf.

Holothurien. Bei den Holothurien verlaufen die ersten Entwicklungsvorgänge am einfachsten. Wir schildern sie nach der Darstellung Selenka's (No. 54) von der Entwicklung der Synapta digitata.

Die Furchung ist eine durchaus reguläre. Bei der ersten Theilung wird das Ei halbirt. Indem auch die neugebildeten Blastomeren immer wieder in gleiche Theile zerfallen und dieser Process sich neun Mal nach einander wiederholt, kommt schliesslich ein Stadium zu Stande, dessen ungefähr gleich grosse prismatische Zellen in Form einer Hohlkugel angeordnet erscheinen. Sie haben bereits Geisseln erhalten; noch ist

[1]) Reifung und Befruchtung des Echinodermeneies werden im allgemeinen Theil besprochen.

die Blastula aber von der Dotterhaut umschlossen. (Ein ähnliches Stadium ist in Fig. 180 *A* von Holothuria dargestellt.) — Auf diesem Stadium pausirt die Weitertheilung der Blastomeren längere Zeit, um später zunächst am vegetativen Pole und zwar vorläufig nur an diesem, langsam vorzuschreiten. Durch diese auf den vegetativen Pol lokalisirte Zellenvermehrung wird der Akt der Gastrulation eingeleitet (Fig. 173). Das Resultat der letzteren ist eine regelmässige Gastrula mit wenig umfangreichem Urdarm (Fig. 174). In diesem Stadium wird der Embryo zur freischwärmenden Larve, die sich mit Hilfe der langen Cilien bewegt. — Schon sehr bald macht die Gastrula eine Veränderung durch, indem sich der Urdarm gegen die Wand der Gastrula neigt und mit dem Ectoderm in Verbindung tritt (Fig. 175). Diese Gegend entspricht der Rückenfläche der Larve. Indem, nach der Verschmelzung von Ectoderm und Entoderm, das Lumen des Urdarms mit der Aussenwelt communicirt, ist auf diese Weise der sog. Rückenporus gebildet (Fig. 176). Johannes Müller, welcher diesen Vorgang bereits kannte, hielt den Rückenporus für den Mund der Larve. eine Bedeutung, die ihm nicht zukommt. Bald nämlich trennt sich der

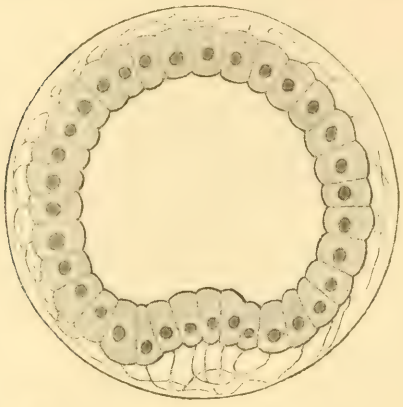
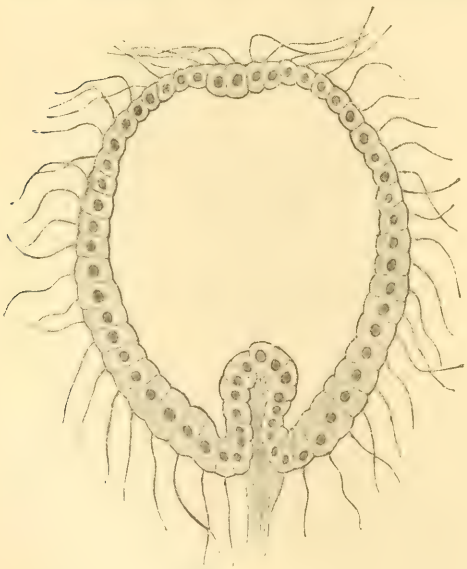
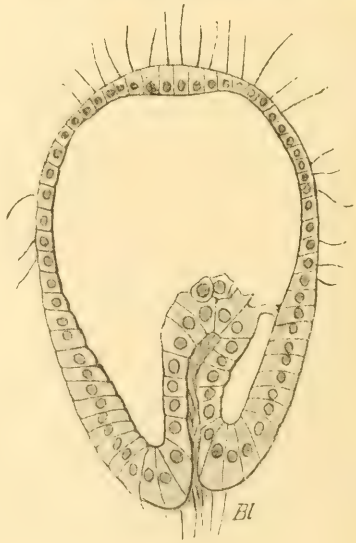


Fig. 173. Keimblase von Synapta digitata im Beginne der Gastrulation, noch innerhalb der Eihaut gelegen (nach Selenka).



174



175

Fig. 174 u. 175. Gastrulastadien von Synapta digitata (nach Selenka). Fig. 175 mit beginnender Mesenchymbildung. *Bl* Blastoporus.

Urdarm in zwei Abschnitte, von denen der mit dem Rückenporus in Verbindung stehende die Anlage des Wassergefässsystems und der Leibeshöhle, der andere den Darm darstellt. Unter Vermehrung seiner Zellen biegt sich der letztere kniefömig ein (Fig. 177) und wendet sich, bei gleichzeitigem Längenwachsthum, gegen die Bauchseite hin. Noch ehe er diese erreicht, wird die Communication zwischen dem oberen und unteren Abschnitt des Urdarms unterbrochen (Fig. 177 u. 178). Von diesen beiden Abschnitten interessirt uns vorläufig nur der untere.

176 177

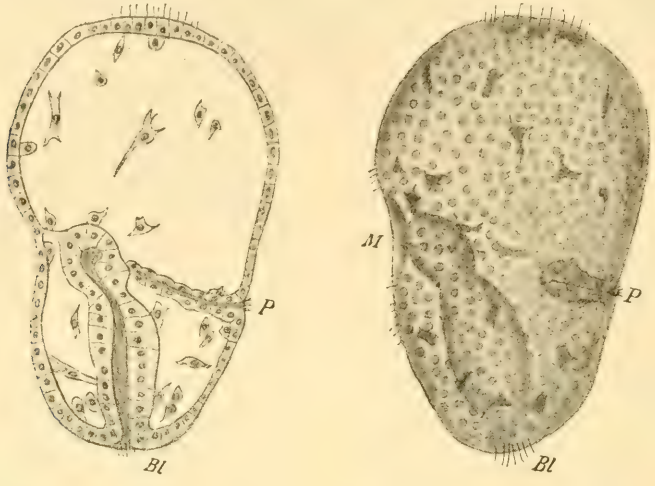
Fig. 176 u. **177.** Larven von Synapta digitata, die Bildung des Rückenporus (*P*) und der Vasoperitonealblase zeigend (nach Selenka).
Bl Blastoporus.

Das blinde Ende desselben erweitert sich ein wenig und tritt in Berührung mit der Bauchwand der Larve (Fig. 178). Der betr. Theil der Wand buchtet sich napfförmig ein (Fig. 179), der Darm verlöthet mit ihr, und nunmehr bricht an dieser Stelle eine Oeffnung durch, welche in den Darm führt, die Mundöffnung der Larve. Die Mundöffnung stellt somit eine Neubildung dar. Der Darm mündet am hinteren Ende durch den Blastoporus nach aussen; der Gastrulamund ist also zum After der Larve geworden.

Mit diesen Umänderungen ist die Larve zugleich in eine gewisse Differenzirung ihrer äusseren Körperform eingetreten. Es kommt an ihr bereits die bilaterale Symmetrie zum Ausdruck. Mund und After bezeichnen bestimmte Körpergegenden. Ersterer liegt an der ventralen Fläche, letzterer am hinteren Ende der Larve. Dazu pflegt sich, wie wir vorgreifend bemerken wollen, die Bauchseite etwas abzuflachen, während die Rückenseite mehr convex erscheint.

Ehe wir die Betrachtung der ersten Entwicklungsvorgänge von Synapta abschliessen, müssen wir noch eines Vorgangs gedenken, der sich vor der geschilderten Verlagerung des Urdarms abspielt. Es ist diess

die Bildung des Mesenchyms. Zur Zeit, da sich der Urdarm mit seinem blinden Ende gegen die Rückenfläche zu neigen beginnt, erscheinen auf seiner Kuppel zwei gegen die übrigen vorspringende Zellen



178 179

Fig. 178 u. 179. Larven von Synapta digitata, die Bildung des Darmes und der Vasoperitonealblase zeigend (nach Selenka).
Bl Blastoporus, *M* Mund, *P* Rückenporus.

(Fig. 175), welche Selenka als die beiden Urzellen des Mesenchyms anspricht. Diese Zellen lösen sich dann aus dem Verband des Urdarms los, wandern in das Blastocöl ein und legen sich an beliebigen Stellen

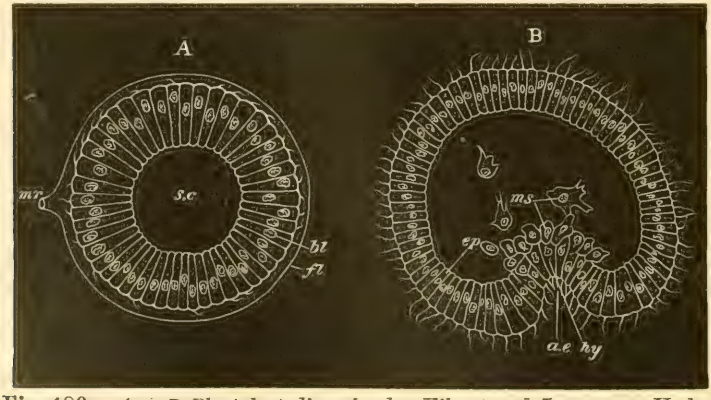


Fig. 180. *A* u. *B* Blastulastadium in der Eihaut und Larve von Holothuria tubulosa auf dem Stadium der beginnenden Gastrulation und Mesenchymbildung (nach Selenka aus Balfour's Handbuch).
ae Urdarmhöhle, *bl* Keimblase, *ep* Ectoderm, *fl* Eihaut, *hy* Entoderm, *mr* Mikropyle, *ms* Mesenchymzellen, *s. c* Furchungshöhle.

dem Ectoderm an. Später findet sich eine grosse Anzahl solcher Mesenchym- oder Wanderzellen im Blastocöl (Fig. 176—179). Dieselben sollen nach Selenka's Darstellung durch Theilung der beiden Urmesen-

chymzellen entstehen, doch lehrt der Vorgang der Mesenchymbildung, wie er bei anderen Holothurien stattfindet, dass es nicht zwei Urmesenchymzellen sind, welche dem gesammten Mesenchym den Ursprung geben, sondern dass eine grössere Anzahl von Zellen sich aus dem Verbande der übrigen loslöst und in das Blastocöl einwandert, um sich hier weiter zu vermehren (Fig. 180 *B*). Bei Cucumaria doliolum und Holothuria tubulosa geht die Bildung des Mesenchyms der Gastrulation voraus oder findet gleichzeitig statt (Fig. 180 *B*). Die vorher etwas verdickte Stelle der Blastula bezeichnet den Ort, von welchem sich die Wanderzellen ablösen. Vier bis zehn Zellen treten in das Blastocöl ein und bleiben zunächst an Ort und Stelle liegen, bis sie durch die beginnende Gastrulaeinstülpung weiter nach innen gedrängt werden. — DerVorgang ist im Ganzen der nämliche wie bei Synapta. Es ist derselbe Theil der Larve, an welchem sich die Bildung des Mesenchyms vollzieht, nur dass dieselbe etwas früher vor sich geht. Wir werden bei den Seeigeln sehen, dass dort das Mesenchym noch früher, nämlich schon an der Blastula seinen Ursprung nimmt.

Die Wanderzellen bewegen sich nach den Beobachtungen der Einen mit grosser Leichtigkeit im Blastocöl hin und wider, so dass es scheint, als ob der Raum zwischen Ecto- und Entoderm mit einer Flüssigkeit ausgefüllt sei. Diese Ansicht vertritt z. B. Ludwig (No. 35), während andere Forscher (Hensen, Selenka) dem Inhalt der Furchungshöhle eine gallertige Consistenz zuschreiben.

Echiniden. Nach den neueren Untersuchungen von Selenka an Strongylocentrotus lividus, Sphaerechinus granularis und Echinus microtuberculatus und von Fleischmann an Echinocardium cordatum vollzieht sich die Furchung bei den Seeigeln weniger regelmässig als bei den Holothurien. Nur während der ersten vier Furchungsphasen erstreckt sich die Furchung auf sämmtliche der bereits vorhandenen Blastomeren. Sodann bleiben einige der nun vorhandenen Zellenkreise eine Zeit lang von der Weiterfurchung ausgeschlossen, so dass die Blastomeren des entgegengesetzten Eipols von ihnen bald an Grösse weit übertroffen werden. Indem sich aber mit dem Fortgang der Furchung die Grössendifferenzen der Blastomeren wieder ausgleichen, ergiebt sich auch bei den Echiniden als Furchungsproduct eine reguläre Blastula, bestehend aus einer Lage ziemlich hoher Zellen von ungefähr gleicher Grösse.

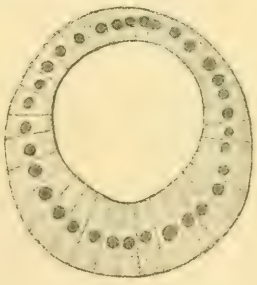


Fig. 181. Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus (nach Selenka).

Die Bewimperung der Larve ist bei diesen und den meisten folgenden Figuren fortgelassen.

Bei den Echiniden geht die Bildung des Mesenchyms regelmässig der Gastrulation voraus. Nach beendigter Furchung erfährt die Blastula Abflachung ihrer Zellen am animalen Pol, dagegen eine Verdickung derselben an dem vegetativen Pole (Fig. 181). Infolge der bedeutenden Verlängerung der Zellen des vegetativen Pols verkleinert sich die Furchungshöhle, und der Embryo wird schwach oval. An jeder Blastodermzelle erscheint eine lange Geissel; der Embryo beginnt innerhalb der Dotterhaut zu rotiren und durchbricht endlich die letztere, um als Larve auszuschwärmen. Zugleich beginnt an der verdickten Stelle der Blastula eine stärkere Vermehrung der Zellen, infolge deren bald

einige derselben in die Furchungshöhle hineingedrängt werden (Fig. 182), wo sie als Wanderzellen amöboid umherkriechen. Ihnen folgen andere, und indem sie sich im Blastocöl reichlich vermehren, füllen sie dieses zum grossen Theil aus.

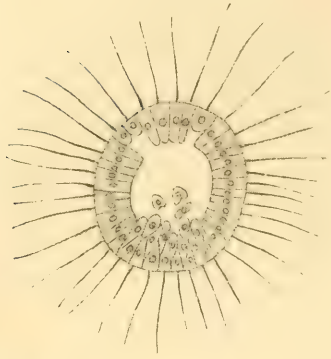


Fig. 182. Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus, die Einwanderung der Mesenchymzellen zeigend (nach Korschelt).
Die Geisseln sind zu dick ausgefallen.

Wir schilderten die Bildung des Mesenchyms so, wie sie sich uns aus eigenen Beobachtungen ergab (No. 26), doch sind über diesen Punkt auch andere Darstellungen gegeben worden. Nach den Beobachtungen von Selenka und Hatschek (No. 54) entsteht einige Zeit nach dem Ausschwärmen der Larve an dem vegetativen Pole der Blastula eine trichterartige Vertiefung (Fig. 183 und 184), die durch Verkürzung und Verdickung zweier am vegetativen Pole gelegenen Zellen ihren Ursprung nimmt. Diese beiden Zellen werden von den letztgenannten Forschern als die Urzellen des Mesenchyms angesehen, welcher Deutung sich auch Fleischmann anschliesst. Nach ihm sind am vegetativen Pole vier solcher Urmesenchymzellen vorhanden, welche

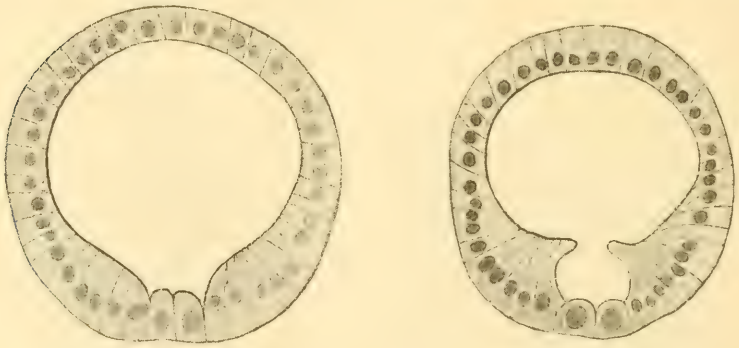


Fig. 183 u. **184.** Blastulastadien mit beginnender Mesenchymbildung (Urmesenchymzellen) (nach Selenka u. Hatschek).
Die Geisseln sind weggelassen, wie auch in Fig. 185.

sich dort bereits während der Furchung differenzirt haben. — Die Urmesenchymzellen sollen den Urzellen des Mesoderms entsprechen, welche man als Ausgangspunkt der Mesodermbildung unter Anderem bei den Anneliden antrifft (vgl. pag. 173 u. 186).

Durch Vermehrung der Urmesenchymzellen, indem sie selbst durch den Druck der umliegenden Zellen ins Innere der Blastula gedrängt werden (Fig. 185 nach Selenka), oder indem sich neue Zellen von ihnen abschnüren (Fleischmann), entstehen zwei Gruppen von Zellen, aus denen schliesslich zwei bilateral symmetrisch angeordnete Zellen-Streifen hervorgehen sollen, entsprechend den Mesodermstreifen der Anneliden. Infolge dieser Vorgänge

käme bereits sehr früh an der Larve eine bilaterale Symmetrie zum Ausdruck, welche dann durch die vom Rücken zum Bauch hin stattfindende Abplattung verstärkt wird.

Die geschilderte Entstehung des Mesenchyms aus 2 Urmesenchymzellen wird von SELENKA verallgemeinert, indem er auch bei anderen Echinodermen (Holothurien, Ophiuriden), die beiden Urzellen auffindet. So sind es bei Synapta die beiden am Gipfel des Urdarms gelegenen Zellen, (Fig. 175) bei Ophioglypha zwei Zellen, die sich eben aus dem Verband der Blastulazellen loslösen. Diese Art der Mesenchymbildung erscheint schon durchaus nicht so typisch, als diess nach HATSCHEK und SELENKA bei den Echiniden der Fall sein soll, und erinnert viel eher an das Auftreten beliebiger Mesenchymzellen, die sich, wie die nachfolgenden auch, aus der Zellenreihe der Blastula oder Gastrula loslösen, wie diess von Asteriden und Crinoiden bekannt ist (vgl. pag. 266 u. 267). Dementsprechend trat auch schon METSCHNIKOFF gegen die von HATSCHEK und SELENKA angenommene Auffassung von der Bildung des Mesenchyms auf, und wir müssen uns seinen Ausführungen im Ganzen anschliessen.

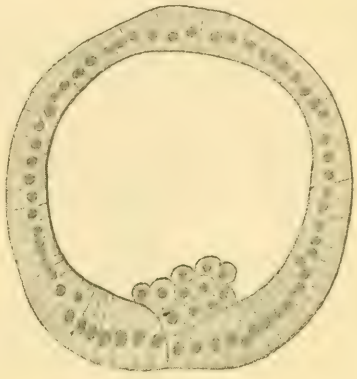


Fig. 185. Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus mit den in das Blastocöl gerückten Mesenchymzellen (nach SELENKA).

Die Bilder, durch welche HATSCHEK und SELENKA zur Annahme der Existenz von Urmesenchymzellen gelangten, sind dadurch zu erklären, dass sich die Zellen der Blastula bei der Theilung verkürzen und dicker werden. So kommt es, dass direct nach der Theilung einer solchen verkürzten Zelle, zwei kleinere Zellen umgeben von hoch prismatischen Zellen neben einander liegen und dadurch solche Stadien, wie die von HATSCHEK und SELENKA zu Stande kommen (Fig. 183 und 184). Solche verkürzte Zellen treten an verschiedenen Stellen des Blastula-Umfanges auf, wenn am verdickten Pol derselben die Mesenchymbildung schon im Gange ist (Fig. 182). Man kann an der lebenden Blastula beobachten, wie die verkürzten Zellen sich strecken und bald die Länge der umgebenden Zellen erreichen. Nicht von Urmesenchymzellen aus, sondern durch Vermehrung einer grösseren Anzahl von Zellen nimmt also das Mesenchym seinen Ursprung. Auch bilden die in das Blastocöl eingetretenen Wanderzellen keine Mesenchymstreifen, sondern finden sich regellos zerstreut.

Die Gastrulation verläuft bei den Echiniden nach Austritt der Mesenchymzellen auf die gewöhnliche Weise (SELENKA No. 53). Der Urdarm wächst binnen einem halben Tage zu einem verhältnissmässig langen schlauchförmigen Rohr aus. Zwischen ihm und dem Ectoderm spannen sich oftmals einige der Mesenchymzellen aus, welche wohl dem Urdarm als Suspensorien dienen (Fig. 186). — Die Bildung des Larvenmundes geht bei den Echiniden direct vor sich, indem sich das Ende des Urdarms (nach Abschnürung des Entero-Hydrocöls) gegen die ventrale Fläche neigt und mit dem Ectoderm verlöthet, worauf die Mundöffnung durchbricht. Der Urmund wird auch hier zum After.

Asteriden. Die Furchung ist zwar eine inäquale, weicht aber von der äqualen nur wenig ab. Schon von dem 16zelligen Stadium an wird die Grössendifferenz der Blastomeren immer unmerklicher. Ludwig hebt in seiner Darstellung der Entwicklung von Asterina gibbosa ganz besonders hervor, dass zwischen den Furchungskugeln bereits von Anfang an ein Hohlraum enthalten ist, die Blastosphaera also sehr früh gebildet wird. Das Resultat der Furchung ist auch bei den Seesternen die von einer Schicht gleich grosser Zellen gebildete Blastula. Aus ihr geht die Gastrula durch Invagination hervor.

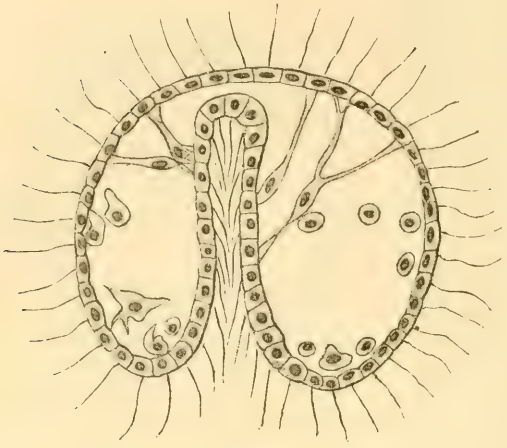
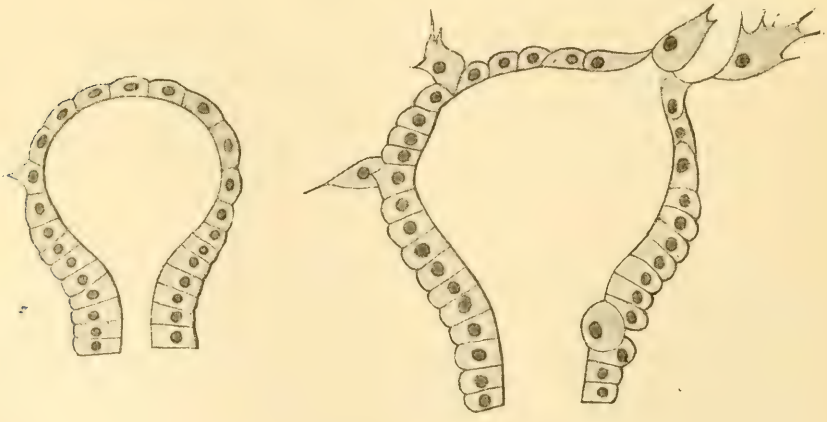


Fig. 186. Gastrulastadium von Toxopneustes brevispinosus (nach Selenka).

Zwischen Ectoderm und Urdarm spannen sich die Mesenchymzellen suspensorienartig aus.

Die Bildung des Mesenchyms erfolgt nach den Beobachtungen Metschnikoff's an Astropecten erst nach vollendeter Gastrulation. Die ursprünglich cylindrischen Zellen des Urdarms verflachen sich am blinden Ende desselben (Fig. 187). Hierauf beginnen sie kurze pseudopodienartige Fortsätze auszustrecken, und es lösen sich schliesslich einige von ihnen aus dem Verbande der übrigen los. Denen folgen bald andere und zwar gewöhnlich 4—5 zu gleicher Zeit (Fig. 188). Die Auswanderung von Entodermzellen soll so stark werden können, dass am



187 188

Fig. 187 u. **188.** Blindes Ende des Urdarms von Gastrulastadien des Astropecten pentacanthus während der Bildung des Mesenchyms (nach Metschnikoff).

oberen Ende des Urdarms eine mehr oder weniger beträchtliche Lücke entsteht.

Man sieht, dass die von METSCHNIKOFF geschilderten Verhältnisse Aehnlichkeit mit denjenigen haben, welche wir weiter oben durch SELENKA von den Holothurien kennen lernten. Auch dort lösen sich die Mesenchymzellen von der Kuppel des Urdarms ab; freilich sollen es nach SELENKA nur 2 Zellen, nämlich die Urmesodermzellen sein, welche auf diese Weise entstehen. METSCHNIKOFF giebt an, ein solches Stadium von 2 Zellen stets vergeblich gesucht zu haben. Seine Beobachtungen lassen ihn auch für die Holothurien die Abstammung des Mesenchym von 2 Urzellen verwerfen und vielmehr eine fortgesetzte Auswanderung aus dem Entoderm annehmen, zumal ihm gewisse Beobachtungen SELENKA's für seine eigene Ansicht zu sprechen scheinen. So fand SELENKA Larven, bei denen das freie Ende des Urdarms ganz unregelmässig konturirt oder mit sternförmigen Zellen besetzt war. SELENKA erklärt diese Erscheinung für eine pathologische, während METSCHNIKOFF sich für berechtigt hält, die betr. Larven als solche anzusehen, bei denen soeben eine Auswanderung zahlreicher Entodermzellen stattfindet.

Die Mundöffnung und der Munddarm entstehen bei Asterina in Form eines hohlen Zapfens, der sich vorn an der ventralen Seite des Embryos einstülpt und mit dem dort anliegenden Entoderm verschmilzt (LUDWIG). Auf dieser Entwicklungsstufe verlässt der Embryo die Eihülle und schwimmt als Larve von etwa birnförmiger Gestalt mit Hilfe des Cilienkleides, welches seine gesammte Oberfläche bedeckt, frei im Wasser umher.

Ophiuriden. Die Furchung des Eies scheint ganz ähnlich zu verlaufen, wie bei den Asteriden (LUDWIG, SELENKA). Die auch hier auftretende Blastula zeigt an ihrem vegetativen Pole eine Verdickung. In ihr bildet sich das Mesenchym in entsprechender Weise wie bei den Echiniden, nur dass es nach SELENKA aus den beiden Urzellen, nach METSCHNIKOFF aber durch fortgesetzte Auswanderung von Zellen aus der verdickten Wandung seinen Ursprung nehmen soll.

Auf die durch FEWKES vertretene Ansicht von einer bilateral-symmetrischen Anordnung des Mesenchyms bei Ophiopholis dürfte grösseres Gewicht nicht zu legen sein, zumal auch dieser Autor bei dem von ihm untersuchten Seeigel (Echinarachnius parma) die Mesenchymstreifen nicht auffand (No. 13).

Crinoiden. Von den ersten Entwicklungsvorgängen der Crinoiden kennt man nur die Angaben über Antedon. Auch bei ihr bildet sich nach der äqualen Furchung eine Blastula und durch Invagination die Gastrula. Die Bildung des Mesenchyms erfolgt wie bei Synapta und den Asteriden erst nach der Gastrulation vom Urdarm aus (BARROIS No. 6, BURY No. 7). Die Zellen des Urdarms, zumal die am Gipfel desselben gelegenen verlieren ihre regelmässige Anordnung, offenbar in Folge einer hier eintretenden starken Zellenvermehrung, so dass der Urdarm nicht mehr streng einschichtig erscheint, sondern sich aus unregelmässig zwischen einander eingelagerten Zellen zusammensetzt. Eine grosse Anzahl dieser Zellen wandert in die Furchungshöhle ein und bildet das Mesenchym (Fig. 189).

Die verschiedenen Formen der Mesenchymbildung sind nicht so sehr von einander verschieden, als es beim ersten Anblick scheint. Es ist im Grunde immer dieselbe Gegend der Keimblase, von welcher aus das Mesenchym seinen Ursprung nimmt, nur dass dieselbe in dem einen Falle die

Einstülpung schon erfahren hat, während diese im anderen Falle erst später vor sich geht. Es scheint, als wenn diejenige Form der Mesenchymbildung die ursprünglichere wäre, bei welcher die Zellen vom Urdarm her ihren Ursprung nehmen. Später bilden sich auch die Cölomsäcke vom Urdarm aus, und so würden sich Mesenchym- und Mesodermbildung auf ein-

Fig. 189. Bildung des Mesenchyms in der Gastrula von Antedon rosacea (nach Bury).

bl Blastoporus.

ander zurückführen lassen. Von der Entstehung des Mesenchyms vom Urdarm aus bis zu einer Bildung am verdickten Pol der Blastula finden sich verschiedene Uebergänge dieser Rückverlegung, so bei den Holothurien. Bei Synapta entsteht das Mesenchym vom Urdarm aus, während bei Holothuria seine Bildung zugleich mit der Gastrulation beginnt.

Die Umbildungen, welche der Urdarm von Antedon erfährt, sind insofern anders geartet als bei den übrigen Echinodermen, weil der Blastoporus nicht zum After wird, sondern sich schliesst, worauf sich der Urdarm vom Ectoderm abschnürt und als weiter Sack im Innern des Embryos liegt. Mund und After entstehen erst weit später als Neubildungen. Im Zusammenhang mit diesen Bildungsvorgängen verwickelter Art steht gewiss, dass die Antedonlarve viel später als andere Echinodermenlarven, nämlich erst am 7. Tage der Entwicklung die Eihülle verlässt.

Ueber die Lage des Blastoporus bestehen Differenzen zwischen den Angaben der Autoren, indem er sich nach Barrois an einem Pol der Larve befindet, während Bury und Goette ihn mehr nach der späteren Bauchseite verlegen (Fig 189).

2. Die Entstehung des Enterocöls und Hydrocöls.

Im ersten Abschnitt verfolgten wir die Entwicklung der Echinodermenlarve bis zu dem Punkte, auf welchem das Mesenchym gebildet und der Larvenmund an der ventralen Seite zum Durchbruch gekommen war. Noch bevor diess geschehen ist, vollziehen sich am Urdarm wichtige Bildungsvorgänge, welche die Abschnürung der Anlagen der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems zur Folge haben. Beide entstehen bei allen Echinodermen als Divertikel des Urdarms. Wir bedienen uns für sie der von Ludwig gebrauchten Namen: Enterocöl und Hydrocöl, ohne deshalb für die gemeinsame Anlage beider den älteren aber sehr bezeichnenden Namen der Vasoperitonealblase (Selenka) fallen zu lassen.

Die Bildung der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems, obwohl bei den einzelnen Abtheilungen der Echinodermen in verschiedener Weise verlaufend, lässt dennoch enge Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen erkennen. Dementsprechend behandeln wir sie hier so, wie sie sich am ungezwungensten an einander anschliessen.

Asteriden [(Agassiz (No. 1), Metschnikoff (No. 37), Greeff (No. 18 und 19)]. Ehe die Mundöffnung der Larve gebildet wird, entstehen am

blinden Ende des Urdarms zwei Ausbuchtungen, welche eine bilateralsymmetrische Lagerung zeigen. Dieselben vergrössern sich bald bedeutend, indem sie gegen das hintere Ende der Larve auswachsen (Fig. 190 *A* u. *B*). Hierauf löst sich jede der beiden Blasen vom Darm ab, und die linke setzt sich durch einen Schlauch mit der Rückenfläche der Larve in Verbindung (Fig. 190 *B*). Wir haben in diesen beiden paarigen Blasen die Anlage der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems vor uns. Ihre Weiterentwicklung erfolgt auf die Weise, dass sich die linke Blase in ihrem hinteren Abschnitt einschnürt, wodurch schliesslich ein Theil von ihr abgetrennt wird. Das abgeschnürte vordere Stück repräsentirt die erste Anlage des Wassergefässsystems. Es verwandelt sich bald in

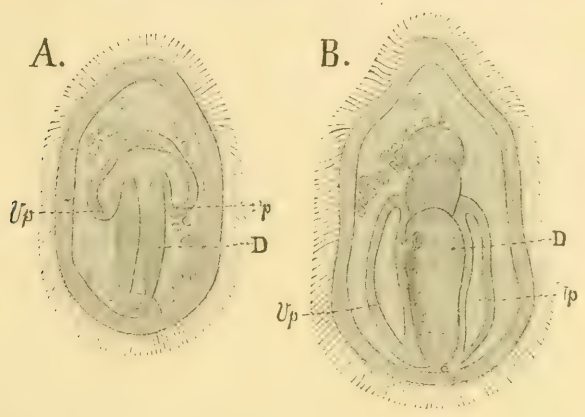


Fig. 190. *A* u. *B* Zwei Asteridenlarven zur Zeit der Bildung des Entero-Hydrocöls (nach Metschnikoff).

D Darm, *Vp* Vasoperitonealblase, an welcher der Rückenporus zu erkennen ist, *p* Peritonealblase (rechtseitiges Enterocöl).

ein fünflappiges, rosettenförmiges Gebilde, in welchem bereits die spätere Gestaltung des Wassergefässsystems mit seinen fünf Hauptstämmen ausgedrückt ist. — Die nach der Abschnürung des Hydrocöls zurückbleibenden beiden Hauptblasen bilden sich in ähnlicher Weise um, wie wir diess weiter unten von Asteria gibbosa beschreiben werden. Hier sei nur erwähnt, dass sie die Anlage der Leibeshöhle, das Enterocöl, repräsentiren.

Aus obiger Darstellung ist zu ersehen, dass in der Anlage der Vasoperitonealblasen eine bilaterale Symmetrie zum Ausdruck kommt, die allerdings durch die Bildung nur eines Hydrocöls wieder gestört wird. Eine weiter reichende bilaterale Symmetrie, die sich bis auf die Bildung des Hydrocöls erstreckt, scheint dagegen in diesen Stadien bei den **Ophiuren** vorhanden zu sein. Bei ihnen schnüren sich nach den Angaben Metschnikoff's (No. 37) ebenfalls zwei Vasoperitonealblasen vom Darm ab, aber jede von ihnen soll sich in eine Enterocöl- und eine Hydrocölblase theilen. Von den beiden Hydrocölien entwickelt sich für gewöhnlich allerdings nur das linke weiter, während das rechte in den meisten Fällen zu Grunde geht und nur zuweilen eine rechte Wassergefässrosette mit Rückenporus entstehen lässt (Joh. Müller, Metschnikoff). Ausnahmsweise soll auch bei den Asteriden ausser der linken

eine rechte Hydrocölblase zur Anlage kommen, welche sich ganz wie jene zur fünfstrahligen, mit Rückenporus versehenen Wassergefässrosette entwickelt. Dann würde also auf beiden Seiten ein Hydrocöl und ein Enterocöl vorhanden und damit die Symmetrie eine vollkommene sein.

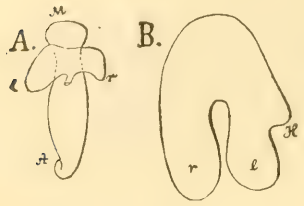


Fig. 191. *A* u. *B*. *A* Darm und die von ihm abgeschnürte Vasoperitonealblase von Asteracanthion glacialis (nach Goette).

Der Rückenporus ist bereits gebildet, *r* u. *l* rechter und linker Sack der Vasoperitonealblase. *A* After, *M* Gegend des erst später gebildeten Mundes.

B Vasoperitonealblase von Asterina gibbosa mit ihrem rechten und linken Sack (*r* u. *l*). An den letzteren die Anlage des Hydrocöls (*H*) (nach Ludwig).

Nicht bei allen **Asteriden** verläuft die Bildung von Enterocöl und Hydrocöl auf die geschilderte Weise. Es kann nämlich die Zweitheiligkeit in der Anlage des Entero-Hydrocöls mehr zurücktreten, indem sich die beiderseitigen Blasen nicht mehr getrennt vom Urdarm abschnüren, ein Verhalten, welches deshalb von Wichtigkeit ist, weil es zu den entsprechenden Vorgängen bei den Echiniden überleitet. An Larven von Asteracanthion glacialis beobachtete Goette, dass der Vorgang zwar für gewöhnlich in der oben geschilderten Weise verläuft,

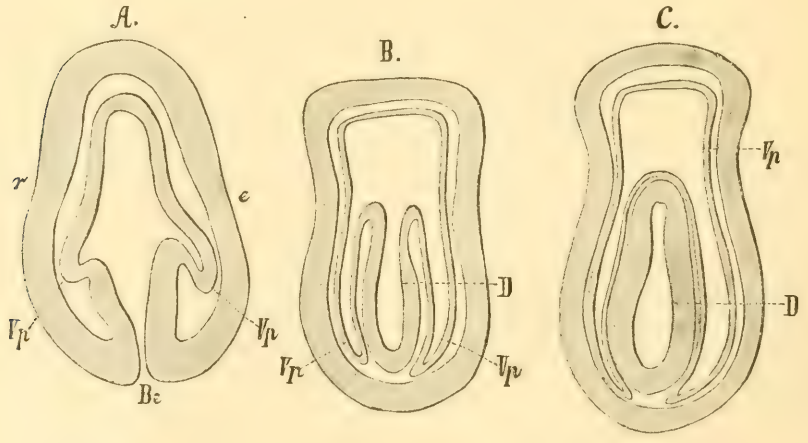


Fig. 192. *A—C* Schnitte durch Larven von Asterina gibbosa (nach Ludwig). *Bl* Blastoporus, *D* Darm, *Vp* Vasoperitonealblase, *r* u. *l* rechte und linke Seite.

dass aber bei derselben Form die Blasen während der Abschnürung vom Urdarm im Zusammenhang mit einander bleiben können (Fig. 191 *A*). Dieses letztere Verhalten nun ist nach Ludwig bei Asterina das gewöhnliche. Die Vasoperitonealblase tritt in Form zweier seitlichen Ausbuchtungen am blinden Ende des Urdarms hervor (Fig. 192 *A*). Die beiden Ausbuchtungen wachsen nach dem hinteren Larvenpol aus (Fig. 192 *B*) und die zweischenkliche Blase löst sich vom Urdarm ab (Fig. 192 *C*), während welchen Vorganges sich der Blastoporus geschlossen

hat. In ihrer weiteren Ausbildung umwachsen die beiden Schenkel der Blase den Darm. An der Hinterseite desselben legen sie sich aneinander und bilden dort das Mesenterium, welches vom Darm zur Körperwand zieht. — Erst jetzt tritt an der Vasoperitonealblase die Anlage des Wassergefässsystems hervor und zwar als eine Ausbuchtung der linken Blasenhälfte (Fig. 191 *B*, *H*). Anfangs nur wenig über die Wand der Vasoperitonealblase vorragend, nimmt sie bald eine fünflappige Gestalt an, wodurch die erste Anlage der fünf radiären Stämme des Wassergefässsystems gegeben ist. — Ungefähr zu gleicher Zeit bildet sich auf der Hinterseite der Larve gegenüber dem Larvenmunde eine Einstülpung des Ectoderms, welche in das Innere des Körpers verwächst und sich in die linke Blasenhälfte öffnet. Es ist diess der Rückenporus der Larve, der also eine Communication der Aussenwelt mit dem Enterocöl und Hydrocöl vermittelt, denn erst später erfolgt die Abtrennung des letzteren vom Enterocöl.

Mit den Vorgängen, wie wir sie bei der Bildung des Entero- und Hydrocöls von Asterina sich abspielen sahen, haben diejenigen grosse Aehnlichkeit, welche die Anlage des vasoperitonealen Systems der **Echiniden** veranlassen. Wie bei Asterina wandelt sich auch bei den Echiniden das blinde Ende des Urdarms zu der Anlage der Vasoperitonealblase um (Selenka No. 53). Es bilden sich an ihm zwei Aussackungen, welche sich beide zusammen vom Darm abschnüren (Fig. 193 *A*—*C*). Später erst trennen sie sich in eine rechte und eine linke

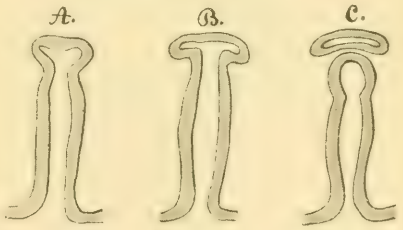


Fig. 193. *A*—*C* Längsschnitte des Urdarms von Echinus miliaris, die Bildung der Vasoperitonealblase zeigend (nach Selenka).

Blase, von denen die erstere einen Theil des Enterocöls, die letztere aber dessen anderen Theil sammt dem Hydrocöl repräsentirt. Demgemäss schnürt sich die linke Blase nochmals durch und lässt auf diese Weise den linken Enterocölsack und das Hydrocöl aus sich hervorgehen. Der gleiche Vorgang soll sich nach Metschnikoff auch an der rechten Blase vollziehen, so dass auf der rechten Seite ebenfalls ein Hydrocöl zur Anlage käme, ähnlich, wie es schon für die Asteriden und Ophiuriden dargestellt wurde. Das rechtsseitige Hydrocöl soll später rückgebildet werden. Bemerkenswerth sind diese Angaben nur deshalb, weil sie darauf hinweisen könnten, das Wassergefässsystem auf ein Organ von paariger Anlage zurückzuführen.

In noch mehr modificirter Weise als bei den betrachteten Formen stellt sich die Bildungsweise des Hydro-Enterocöls bei den **Holothurien** dar, obwohl auch sie auf das gleiche Schema zurückzuführen ist. Bei Synapta sahen wir bereits früher (vgl. Fig. 176—179, pag. 261) einen Theil des Urdarms sich von diesem loslösen und mit der Rückenwand der Larve in Verbindung treten. Wie seine weitere Ausbildung erkennen lässt, entspricht dieser abgeschnürte Theil des Urdarms der Vasoperitonealblase der übrigen Echinodermen (Fig. 179). Ebenso wie

bei gewissen Asteriden tritt er durch den Rückenporus direct mit der Aussenwelt in Communication. Dann erst erscheint (bei Holothuria tubulosa) im hinteren Dritttheil der Vasoperitonealblase eine Einschnürung, welche die Blase in das mit dem Rückenporus in Verbindung stehende Hydrocöl und das weniger umfangreiche Enterocöl zerfällt (Fig. 194 *H* u. *E*). Das erstere gestaltet sich bald zu einem fünflappigen Gebilde, welches den Munddarm der Larve umwächst und sich dadurch als Wassergefässring des Thieres documentirt (Fig. 195). Fünf Auftreibungen an ihm bezeichnen die primären Tentakel.

Das Enterocöl ist unterdessen zu einem Schlauch ausgewachsen, der sich unter dem Darm herumbiegt und sodann in eine rechte und linke Peritonealblase zerfällt. Diese lagern sich symmetrisch dem Darm auf (Fig. 195). Sie vergrössern sich und verdrängen schliesslich die Furchungshöhle. Ihr Hohlraum wird zur definitiven Leibeshöhle, ihre

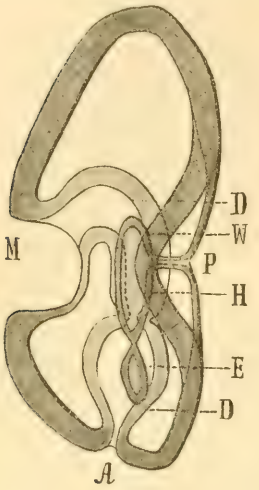


Fig. 194. Optischer Längsschnitt einer Auricularienlarve von Holothuria tubulosa (nach Selenka).
A After, *D* Darm, *E* Enterocöl, *H* Hydrocöl, *M* Mund, *P* Rückenporus, *W* Wimperschnur.

Wandung zum Peritoneum. Wo sie mit ihren Wandungen zusammenstossen, entsteht das Mesenterium des Darms.

In der Bildung des Entero-Hydrocöls unterscheiden sich die Holothurien dadurch von den vorher betrachteten Formen, dass die Vasoperitonealblase von Anfang an eine bilateral-symmetrische Gestaltung nicht erkennen lässt und dass diese sehr spät, erst nach der Abschnürung des Enterocöls vom Hydrocöl zum Ausdruck kommt. Das Hydrocöl emancipirt sich bei den Holothurien im Gegensatz zu den übrigen Formen schon sehr frühzeitig vom Enterocöl.

Bei den **Crinoiden** gestalten sich die Verhältnisse in ganz eigenartiger Weise, was wohl dadurch mit bedingt ist, dass der

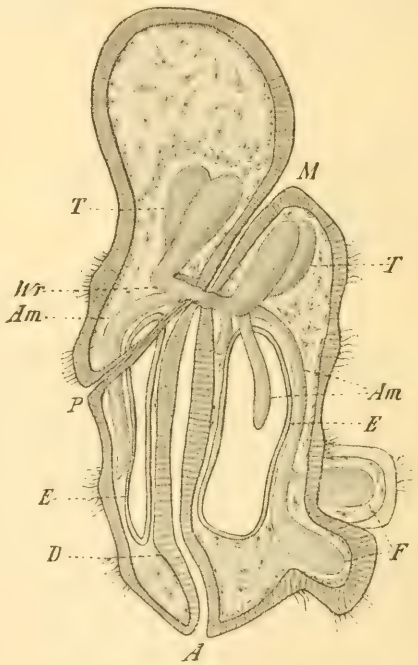


Fig. 195. Längsschnitt einer Larve von Cucumaria doliolum, etwas schematisirt (nach Selenka).
A After, *Am* Ambulacral-(Radiär-)Gefässe, *D* Darm, *E* Enterocölien, *F* Füsschen, *M* Mund, *P* Rückenporus, durch den Steincanal nach dem Wassergefässring (*Wr*) führend, *T* Tentakelblasen, *Wr* Wassergefässring.

Urdarm seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm schon sehr früh aufgegeben hat und als isolirter Sack im Innern der Keimblase liegt. Dieser Sack erhält am 3. Tage der Entwicklung eine ringförmige Einschnürung (Fig. 196 *A*), die sich späterhin bedeutend vertieft, so dass zwei Blasen entstehen, welche nur noch durch eine dünne Verbindungsstelle in Zusammenhang stehen. Beide Blasen können als vordere und hintere unterschieden werden, denn entsprechend der späteren Ausbildung des Embryos lässt sich an ihm schon jetzt ein vorderer und hinterer Körperabschnitt unterscheiden. Der vordere Pol wird durch die reichliche Anhäufung von Mesenchymzellen, der hintere durch die Lage der Urdarmblase bezeichnet. — Von den beiden Blasen ändert jetzt die hintere insofern ihre Gestalt, als sie sich in der Querrichtung verlängert und sodann in der Mitte eine leichte Einschnürung erhält (Fig. 196 *B*). Von der Verbindungsstelle beider Blasen wachsen aber zwei hohle Fortsätze nach hinten aus, welche sich um jenen eingeschnürten Theil der hinteren Blase herumlegen. Zudem hat auch die vordere Blase ihre Form verändert, indem sie sich in einen umfangreicheren sackförmigen und einen schmäleren

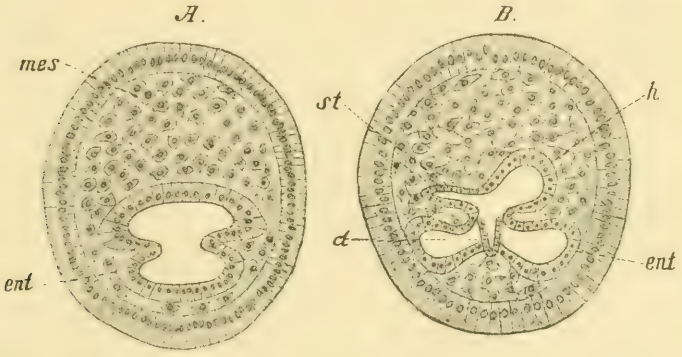


Fig. 196. *A* u. *B* Embryonen von Antedon rosacea im optischen Schnitt. Bildung des Enterocöls (*ent*) und Hydrocöls (*h*) (nach J. Barrois).

d Darm, *mes* Zellen des Mesenchyms, *st* Steincanal.

canalförmigen Abschnitt sondert (Fig. 196 *B*). Damit ist die Anlage der hauptsächlichsten Theile gegeben. Es stellt nämlich die hintere zweigetheilte Blase die Anlage der Enterocölien dar. Sie trennt sich zuerst von den übrigen Theilen ab und zerfällt dann in einen rechten und linken Cölomsack. Von den beiden Fortsätzen der Verbindungsstelle zwischen vorderer und hinterer Blase soll nur der grössere dorsal gelegene erhalten bleiben und die Anlage des Darmes darstellen, während der kleinere ventrale schwindet (Barrois). Mit dem Darm bleibt noch einige Zeit die vordere Blase, das Hydrocöl, in Verbindung, welches bereits die Trennung in die Wassergefässblase und den Steincanal erkennen lässt (Fig. 196 *B*). Später trennt sich auch das Hydrocöl vom Darm ab, und dann findet man wie bei anderen Echinodermenlarven neben dem jetzt schon bedeutend erweiterten Darm die beiden Enterocölien und das Hydrocöl gelegen. Dagegen fehlen noch Mund und Afteröffnung, sowie der Wassergefässporus.

Von einer Vasoperitonealblase kann man bei Antedon kaum sprechen, wenn man nicht den Zustand als solche bezeichnen will, auf

welchem die schon paarigen Enterocölien noch durch das Verbindungsstück mit dem Hydrocöl zusammenhängen. Die Enterocölien sondern sich bei Antedon sehr früh von der gemeinsamen Anlage des Darms und Hydrocöls.

In der Entwicklung von Antedon stehen sich die Angaben von Goette, Barrois und Bury gegenüber. In Vorstehendem sind wir denjenigen von Barrois gefolgt, weil sie sich so ziemlich mit denen von Bury decken. Differenzen zwischen beiden Autoren ergeben sich insofern, als nach Bury jene beiden Fortsätze der Verbindungsstelle zwischen vorderer und hinterer Blase sich vereinigen und zusammen den anfangs kreisförmig gestalteten Darm liefern, durch welchen hindurch sich zuerst noch ein solider Verbindungsstrang beider Entrocölien erstreckt. Ausserdem stellt nach Bury nur der grössere Abschnitt der vorderen Blase die Anlage des Hydrocöls dar, der kleinere Abschnitt liefert nach Abtrennung vom Hydrocöl noch einen Theil der Leibeshöhle (vordere Leibeshöhle) und verbindet sich später durch einen Canal mit der Aussenwelt, während erst secundär wieder eine Vereinigung dieses Theils der Leibeshöhle mit dem Hydrocöl und die Bildung des Steincanals eintritt. Hiernach würde wenigstens ein Theil des Enterocöls gleichzeitig mit dem Hydrocöl entstehen. Nach den Angaben von Barrois hingegen nimmt im Gegensatz zu allen anderen Echinodermen das Hydrocöl getrennt vom Enterocöl seinen Ursprung. Das Gleiche ist wohl aus der Darstellung von Goette zu entnehmen, die sich übrigens nur schwer mit der von Barrois und Bury vereinigen lässt.

In der Entwicklung von Antedon treten Factoren auf, welche ausser der Gestaltung des Urdarms auch die seiner Derivate, des Enterocöls und Hydrocöls, beeinflussen. Entsprechend der festsitzenden Lebensweise der späteren Larvenstadien zeigt auch die weitere Entwicklung bedeutende Abweichungen von der Entwicklung der übrigen Echinodermen.

Abweichende Angaben über die Bildung des Entero-Hydrocöls. Angaben über die Bildungsweise des Wassergefässsystems enthalten zwar auch die Untersuchungen von Nic. Christo-Apostolides über die Entwicklung zweier Ophiuren (Ophiotrix versicolor [lusitanica Lin. cf. Fewkes No. 13] und Amphiura squamata), aber die Befunde sind so abweichend von Allem, was bisher über Echinodermenentwicklung bekannt ist, dass wir sie nur mehr der Merkwürdigkeit wegen erwähnen. Bei beiden Formen soll die Gastrula nicht, wie wir es von den übrigen Echinodermen wissen, durch Invagination, sondern vielmehr durch Delamination entstehen. Desgleichen soll sich die Anlage des Wassergefässsystems auf andere Weise, nämlich durch Anhäufung zweier Zellenmassen zu beiden Seiten des Urdarms bilden. Dieselben müssten der Beschreibung des Verfassers nach offenbar dem Mesenchym entstammen. — Vertreter beider Gattungen sind schon früher durch Balfour (Vergl. Embryol.) und Metschnikoff untersucht und in Bezug auf die betr. Bildungen als gleichartig mit den übrigen Echinodermen befunden worden. —

Von Wichtigkeit erscheinen dagegen die Untersuchungen von Bury über die Anlage des Entero-Hydrocöls (No. 8). Wenn wir denselben trotzdem einen massgebenden Platz in unserer Darstellung dieser Verhältnisse nicht einräumten, so liegt diess einmal darin begründet, dass die Angaben Bury's denjenigen der anderen Autoren auf diesem Gebiete ziemlich unvermittelt gegenüberstehen, und dass sie ausserdem die Anlage jener Organe nicht bis in ihre ersten Anfänge zurückverfolgen und ebensowenig das spätere Schicksal derselben genügend beachten. Aus diesen Gründen scheinen uns die Untersuchungen Bury's, die

immer nur einige Stadien aus der Mitte herausgreifen, noch nicht beweisend genug für die von den übrigen Darstellungsweisen principiell abweichende Bildung dieser wichtigen Organsysteme.

Bury nimmt an, dass allen Echinodermenlarven nicht zwei Entercölsäcke zukommen, wie man bisher geglaubt hat, sondern dass deren zwei Paar entweder wirklich vorhanden oder doch der Anlage nach zu erkennen sind. Damit würde am Larvenkörper eine innere Segmentirung zum Ausdruck kommen. Sehr deutlich geben sich diese Verhältnisse bei Ophiuriden- und Echinidenlarven zu erkennen, bei denen neben dem Oesophagus die umfangreicheren vorderen und neben dem Magen die kleineren hinteren Enterocölien liegen. Das vordere und hintere Paar ist durch Theilung der primären Enterocölien entstanden. Der linke vordere Enterocölsack öffnet sich durch den Wasserporus nach aussen. Die Verbindung des letzteren mit dem Entercölsack entspricht nicht dem späteren Steincanal, denn das Hydrocöl entsteht erst später und zwar entweder vom vorderen oder hinteren Enterocöl aus, von dem es sich losschnürt und erst secundär mit dem vorderen Enterocöl in Verbindung tritt. Ursprünglich communicirt also nur die Leibeshöhle (durch den Rückenporus) mit der Aussenwelt. Erst später tritt das Hydrocöl mit ihr und dadurch mit der Aussenwelt in Verbindung. Es sind diess Verhältnisse, wie sie auch Ludwig in späteren Stadien der Asterina gefunden hat (vgl. pag. 271 u. 289), und wie sie bei den Crinoiden zeitlebens erhalten bleiben (vgl. pag. 297 u. Fig. 224, pag. 301).

Mit den Beobachtungen Bury's scheinen die von Metschnikoff übereinzustimmen, welcher Forscher bei Ophiuren und Echiniden ebenfalls eine Zweitheilung der rechten Enterocölblase bemerkte, sie aber auf die Bildung eines rechten Hydrocöls deutete, welches später rückgebildet wird. Metschnikoff tritt damit für eine anfangs paarige Anlage des Hydrocöls ein, während Bury dieses wie die anderen Autoren als unpaares Gebilde von einem der beiden linken Enterocölien aus entstehen lässt.

Bei den übrigen Echinodermenlarven findet Bury die innere Segmentirung weniger scharf ausgeprägt. Bei den Asteriden lassen sich zwar noch ein vorderes und hinteres Enterocöl unterscheiden, aber sie sind nicht mehr von einander getrennt, sondern fliessen zusammen. Die Holothurien sollen ausser den beiden hinteren Enterocölien noch ein linkes vorderes besitzen, das aber von Anfang an nur als wenig distincter Anhang des Hydrocöls erscheint, und auch bei den Crinoiden (Antedon) ist nur ein vorderes Enterocöl vorhanden, welches sich vereint mit dem Hydrocöl vom Urdarm abschnürt. Was Bury hier als vorderes Enterocöl und Hydrocöl zusammen auffasst, betrachten andere Autoren allein als Hydrocöl. Wo die Verhältnisse derart liegen wie bei den Asteriden zum Theil, sowie bei den Holothurien und Crinoiden, denkt Bury an eine theilweise Rückbildung der ursprünglich paarig und segmental angeordneten Enterocölien.

Es ist nicht zu verkennen, dass bei den meisten Formen das gemeinsame Entero-Hydrocöl, die sog. Vasoperitonealblase, (durch den Rückenporus) mit der Aussenwelt communicirt, aber ob es nur das Enterocöl war, dem diese Verbindung ursprünglich zukam und ob sich das Hydrocöl erst secundär damit vereinigte, scheint durch die Untersuchungen Bury's noch nicht erwiesen, so lange man nicht genau den Ursprung und das spätere Schicksal seiner vorderen und hinteren Enterocölien kennt.

3. Die Ausbildung der typischen Larvenformen.

Nachdem wir die wichtigen, sich im Innern des Larvenkörpers vollziehenden Vorgänge kennen gelernt haben, betrachten wir die äussere Körperform der Larven. Dieselbe ist in den einzelnen Gruppen der Echinodermen eine sehr verschiedene. Mit Joh. Müller gehen wir von einer einfachen Grundform aus, um von dieser die verschiedenen Larvenformen abzuleiten. Als dieser Grundtypus erscheint eine längliche, ovale bis birnförmige Larve, welche auf der ventralen Seite etwas abgeplattet ist. Hervorgegangen ist diese Larvenform aus der Gastrula, deren Urmund sich zum After umwandelt, während sich der Urdarm nach der ventralen Seite umbiegt und hier durch den Larvenmund mit der Aussenwelt in Verbindung tritt. Ausser diesen beiden Oeffnungen findet sich an der Larve noch eine dritte, nämlich der dorsal gelegene Porus des Wassergefässsystems. Die Geisseln, von welchen die Larve anfangs gleichmässig bedeckt war, schwinden zum Theil und bleiben nur in beschränkten Bezirken erhalten, die man als Wimperschnüre anspricht.

Crinoiden.

Zu den einfachst gestalteten Echinodermenlarven gehört die Larve von Antedon. Anfangs von ziemlich gleichmässig ovaler Form krümmt sie sich später ein wenig gegen die etwas abgeplattete Bauchfläche. Anstatt der totalen Wimperbedeckung der ersten Tage erhält sie später eine solche von fünf Wimperringen, die den Körper quer umziehen und einen Schopf längerer Wimpern am Vorderende. Der vorderste der Wimperringe ist weniger scharf unterschieden als die übrigen (Bury), weshalb frühere Autoren nur von vier Wimperringen sprachen. Die Larve schwimmt mit dem Wimperschopf nach vorn gerichtet. — Wenn wir die Antedonlarve mit den übrigen Echinodermenlarven vergleichen, bei denen der Blastoporus zum After wird, so müssen wir das entgegengesetzte, nämlich das mit dem Wimperschopf versehene Ende als Vorderende der Larve ansehen. Diess umsomehr, als der sog. Larvenmund diesem Ende genähert liegt. Als Larvenmund bezeichnen die neueren Autoren eine weite, bewimperte Einsenkung, welche zwischen dem 2. und 3. Wimperring an der Bauchseite gelegen ist (Fig. 197). Eine eigentliche Mundöffnung stellt die Grube nicht dar, weil sie nicht mit dem Darm in Verbindung steht, aber es bildet sich später an dieser Stelle das sog. Vestibulum, und an dessen Grunde entsteht die Mundöffnung.

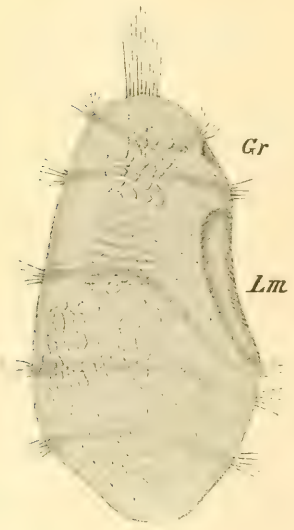


Fig. 197. Larve von Antedon rosacea mit Wimperringen und Wimperschopf (nach Goette u. W. Thomson). Die ersten Skeletstücke sind bereits als gegitterte Platten angelegt.
Gr Grübchen, welches der Larve zum Festheften dient, *Lm* der sog. Larvenmund.

Ventral und in der Nähe des Vorderendes der Larve findet sich ein Grübchen, welches ihr später zum Festheften dient. An der linken Seite zwischen dem dritten

und vierten Wimperring tritt ausserdem als heller Fleck an der gelblich braun gefärbten Larve der Wasserporus hervor. Im Innern ist ausser den schon früher betrachteten Organsystemen auch das Skelet in seiner ersten Anlage zu erkennen (Fig. 197).

Holothurien.

Die Larven der Holothurien zeigen gewöhnlich eine typische Form, welche von Joh. Müller als Auricularia bezeichnet wurde. Ihre Ableitung aus der Grundform der Echinodermenlarve wird durch das folgende Schema[1]) (Fig. 198) verdeutlicht, in welchem die schraffirte Parthie die tiefe

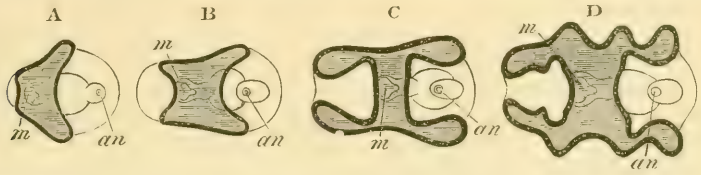


Fig. 198. *A—D* Hervorbildung der Auricularia aus der Grundform der Echinodermenlarve[1]) (Schema nach Joh. Müller aus Balfour's Handbuch).
Die schwarze Linie bezeichnet die Wimperschnur, das schraffirte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche.
an After, *M* Mund.

Einsenkung des Körpers darstellt, innerhalb deren die Mundöffnung (*m*) gelegen ist. Diese Parthie wird umsäumt von einer Wimperschnur. An ihr hat man die quer laufenden Strecken, welche vor dem Mund und After liegen, von den längsgerichteten, zu beiden Seiten hinziehenden, den sog. longitudinalen Theilen der Wimperschnur unterschieden (Fig. 198 *A* u. *B*). Der After liegt dem hinteren Pol der Larve genähert.

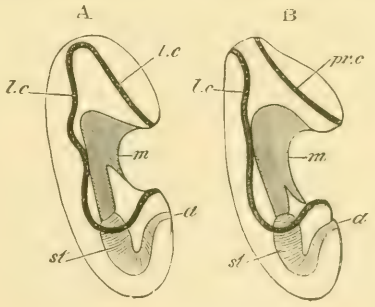


Fig. 199. *A* u. *B* Holothurien- und Asteridenlarve von der Seite gesehen (aus Balfour's Handbuch).
a After, *l. c.* Wimperschnur, *m* Mund, *pr. c.* adorale Wimperschnur der Bipinnaria, *st* Magen.

Bei seiner weiteren Ausbildung buchtet sich der Larvenkörper an beiden Seiten nach vorn und hinten mehr aus, während die erhabenen Parthieen der Bauchfläche erhalten bleiben und auf einander zu wachsen (Fig. 198 *B* u. *C*). Dadurch ergiebt sich eine Larvenform, an deren Bauchseite ein vorderes, sog. präorales und ein hinteres, anales Feld als erhabene Parthieen von den eingesenkten Theilen zu unterscheiden sind (Fig. 198 *C* u. *D*). Am vorderen und hinteren Ende biegen die beiden Felder in die Rückenfläche um. Die Figur 199 *A* zeigt eine ungefähr in

[1]) Nur aus praktischen Gründen wurde in dieser wie in den folgenden schematischen Figuren 200, 202 und 203 die von Joh. Müller gewählte Aufstellungsweise der Larven beibehalten, besser würden dieselben mit dem Mund nach oben und mit dem After nach unten orientirt, so wie diess beispielsweise in den Figuren 199, 204, 209 und 211 geschehen ist.

diesem Stadium befindliche Larve in der Seitenansicht. — Die weitere Ausbildung der Larvenform wird schliesslich noch dadurch erreicht, dass sich die Ausbuchtung mehr auf die Peripherie ausdehnt und durch Vorwachsen einzelner Partieen lappenartige Fortsätze am Rande des Körpers erzeugt werden (Fig. 198 *D*). In diesen ohrförmigen Fortsätzen können Kalkablagerungen auftreten, welche die Form zierlicher Rädchen besitzen (Fig. 205, pag. 283). An der Peripherie der Lappen verläuft die Wimperschnur, welche sowohl die beiden ventralen Felder wie die Rückenfläche umsäumt und in sich zurückläuft.

In den beiden eingesenkten Seitenflächen der Auricularienlarve liegt je ein wimperschnurähnliches Gebilde, welches aber zur Wimperschnur selbst keine Beziehung hat. Jeder dieser beiden Stränge zeigt die Form eines stumpfen Winkels, der sich gegen die Ventralseite hin öffnet. Ausser den Wimperzellen, aus denen diese Stränge gebildet werden, bestehen sie noch aus darunter liegenden feinen Längsfasern. Von ihnen gehen Faserzüge nach der Wimperschnur hin. Nach diesen Befunden deuten Metschnikoff (No. 37) und Semon (No. 55) die beiden Stränge als Centralnervensystem der Larve. Dieselben finden sich in ähnlicher Weise bei den Pluteuslarven der Ophiuriden, wie vorgreifend bemerkt werden soll. Hingegen kommen entsprechende Bildungen bei den Echiniden- und Asteridenlarven nicht vor. Doch sollen sich nach Semon in den Wimperschnüren dieser Larven ähnliche feine Fasern wie in den Nervenbändern der Auricularialarven finden, so dass der Nervenapparat mit den Wimperschnüren verbunden sein würde, in ähnlicher Weise, wie diess bei den Annelidenlarven der Fall ist (vgl. pag. 175).

Die Auricularienlarve findet sich nicht bei allen Holothurien, so nimmt z. B. die Larve von Cucumaria doliolum zur Zeit der Bildung des Mundes eine cylindrische Form an (Selenka). Die Geisseln schwinden zonenweise bis die Larve nur noch 4—5 Wimperreifen, ein wimperndes Afterfeld und eine wimpernde Kopfzone aufweist. Damit ist das sog. Puppenstadium erreicht, welches sonst in der Entwicklung anderer Holothurien erst später auftritt (vgl. pag. 283). — Eine andere Holothurie, Psolinus brevis, entwickelt sich nach Kowalevsky (No. 28) ganz ohne Metamorphose. Aus den ins Seewasser abgelegten Eiern gehen direct die jungen Holothurien hervor. Bei Phyllophorus urna sollen die wahrscheinlich total bewimperten Larven in der Leibeshöhle der Mutter herumschwimmen. Wenn sie den mütterlichen Körper verlassen, besitzen sie schon fünf Tentakel und zwei Füsschen. Ein ähnliches Verhalten findet sich nach Ludwig (No. 33) bei der ebenfalls lebendig gebärenden Chirodota rotifera.

Asteriden.

Die Larvenform der Asteriden lässt sich in ähnlicher Weise wie die der Holothurien von der Grundform ableiten. Vergleicht man die Figuren 200 *B* und 198 *C* des Joh. Müller'schen Schemas, so erkennt man, wie sich bei der Asteridenlarve das präorale Feld der Bauchfläche mitsammt dem es umgebenden Theile der Wimperschnur emancipirt. Die Einsenkung an der ventralen Fläche setzt sich hier weiter nach vorn fort als bei der Holothurienlarve. Auf diese Weise wird die Verbindung des präoralen Feldes mit der Rückenfläche der Larve unterbrochen und die Wimperschnur in zwei Theile getrennt. So kommen also zwei Wimperschnüre zu Stande, welche man ihrer Lage nach als adorale und adanale unterscheiden kann (Fig. 200 *A* u. 199 *B*). Davon besitzt die letztere grösseren, die erstere dagegen weit geringeren Umfang (Fig. 200 *A*—*D*).

Durch Ausbuchten und Vorwachsen der peripheren Theile des Larvenkörpers entstehen an demselben längere und kürzere Fortsätze, welche von den Wimperschnüren umsäumt werden (Fig. 200 *C*). Diese Larvenform wurde von ihrem Entdecker Sars seinerzeit mit dem Namen „Bipinnaria“ (asterigera) belegt, welchen man ihr auch beliess, nachdem man ihre Beziehung zu den Seesternen erkannt hatte.

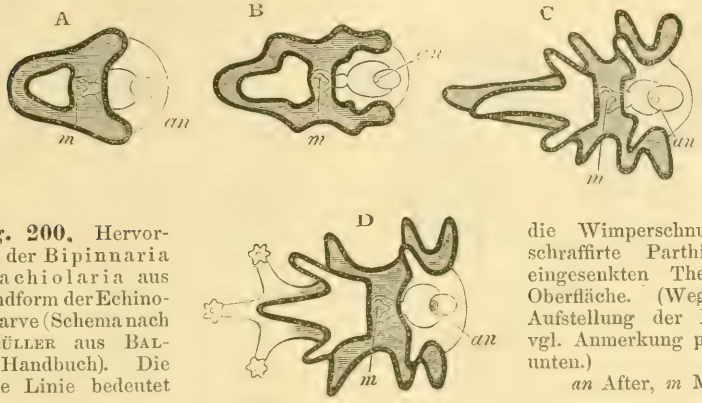


Fig. 200. Hervorbildung der Bipinnaria und Brachiolaria aus der Grundform der Echinodermenlarve (Schema nach Joh. Müller aus Balfour's Handbuch). Die schwarze Linie bedeutet die Wimperschnur, die schraffirte Parthie den eingesenkten Theil der Oberfläche. (Wegen der Aufstellung der Figuren vgl. Anmerkung pag. 277 unten.)
an After, *m* Mund.

Mit der Darstellung, wie wir sie soeben von der Entstehung der Bipinnaria-Larve gaben, stimmt die Auffassung nicht überein, welche Semon über diesen Punkt äussert. Semon findet bei den Echinodermenlarven eine den Mund umgebende Wimperschnur, von der zuweilen noch eine Schlinge in den Schlund hineinreicht (so bei der Auricularia). Diese „adorale“ Wimperschnur hat mit der in sich zurücklaufenden Wimperschnur nichts zu thun, sondern besteht unabhängig von ihr. Bei der Bipinnaria nun soll die „adorale“ Wimperschnur Semon's auch denjenigen Theil der Wimperschnur liefern, welchen wir oben als adoralen bezeichneten, so dass letzterer nicht, so wie wir es darstellten, als ein abgetrennter Theil der in sich zurücklaufenden Wimperschnur anzusehen ist. — Solange der stricte Nachweis einer derartigen Entstehung der adoralen Wimperschnur nicht erbracht ist, vermögen wir uns dieser Auffassung nicht anzuschliessen. Die Uebereinstimmung des präoralen Feldes bei Auricularia und Bipinnaria ist zu auffallend, als dass man nicht annehmen sollte, die Isolirung desselben sei durch immer tieferes Einschneiden der Einbuchtungen von den Seiten her entstanden. (Man vgl. hierzu auch die Fig. 200 u. 198, sowie Fig. 199 *A* u. *B*.) Joh. Müller bildet Auricularien ab, bei denen am vorderen Larvenende die beiden Einbuchtungen schon ziemlich zusammenstossen. — Weiter lässt die von Semon angeführte Thatsache einer Auflösung der von ihm aufgefundenen Wimperschnur und Umwandlung ihrer Bestandtheile in das Epithel des Vorderdarms sie mehr als einen Wimperapparat des Mundes erscheinen, welcher der Nahrungsaufnahme dient (vgl. pag. 284).

Aus der Bipinnaria der Seesterne geht als ein Folgestadium die Brachiolaria hervor, indem an der Basis des längeren (dorsalen) Anhanges zwei weitere Fortsätze entstehen (Fig. 200 *D*). So bilden sich die sog. Brachiolarienarme, welche anders geartet sind als die übrigen. Sie werden nicht von einer Wimperschnur umzogen, besitzen aber am Ende warzenförmige Höcker, die der Larve in späteren Entwicklungsstadien wahrscheinlich zum Anheften dienen.

Auch bei den Seesternen finden sich mannigfache Ausnahmen von der typischen Gestaltung der Larven. So ist diess der Fall bei Asterina gibbosa, deren Entwicklungsgang uns durch die eingehende Untersuchung H. Ludwig's bekannt geworden ist. Die anfangs birnförmige Larve erhält an ihrem vorderen Ende eine wulstförmige Verdickung, welche ein vertieftes Feld umschliesst (Fig. 201 *Lo*). Diese Verdickung nimmt schliesslich einen Umfang an, welcher denjenigen des übrigen Larvenkörpers übertrifft (Fig. 201 *B*). Das eigenthümliche Organ besteht aus zwei Lappen, und da sich der vordere derselben zuweilen in zwei theilt, kommt dadurch eine gewisse Uebereinstimmung mit den Brachiolarienarmen zu Stande. Es entstehen nämlich auf diese Weise zwei Lappen, die paarig vor dem Munde gelagert sind, und ein dritter unpaarer, welcher weiter von der Mundöffnung entfernt ist. Eine gleiche Lagerung kommt aber auch den vor dem Munde gelegenen Armen der Brachiolaria zu, und so homologisirt Ludwig das Larvenorgan der Asterina mit den letzteren. Das Organ ist muskulös entwickelt und dient der Larve zum Anheften. Aehnliche aber mehrfach getheilte Larvenanhänge sind auch durch Sars, Joh. Müller, Agassiz, Thomson u. A. von Echinaster und Asteracanthion (Müllerı) beschrieben worden.

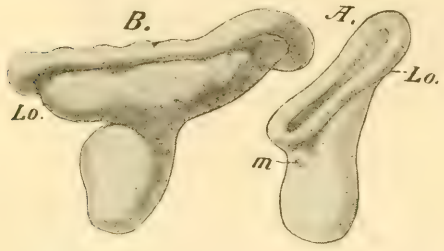


Fig. 201. *A* u. *B* Larven von Asterina gibbosa (nach Ludwig).
A Ein jüngeres Stadium mehr von vorn, *B* ein älteres Stadium von der Seite gesehen.
Lo Larvenorgan. *m* Mund.

Ueber eine von Joh. Müller beschriebene wurmförmige, durch quere Einschnitte in 5 Segmente getheilte Echinodermenlarve, an deren Unterseite ein fünflappiger Stern ansass, ist Näheres nicht bekannt geworden. Sie soll sich nach der Darstellung Joh. Müller's zu einem Seestern entwickeln.

Ophiuriden.

Eine wesentlich andere Gestaltung als die bisher betrachteten Larven zeigen die Pluteus-Larven der Ophiuriden. Aber auch sie gehen aus der nämlichen Grundform hervor. Es bildet sich entsprechend wie in den früher betrachteten Fällen eine in sich zurücklaufende Wimperschnur, welche die tiefe Einbuchtung des Körpers umzieht (Fig. 202 *A*). Die spätere, eigenartige Form der Larve ist einmal dadurch bedingt, dass das anale Feld bedeutend an Umfang gewinnt, das präorale hingegen fast ganz zurücktritt (Fig. 202 *B*). Weiterhin wird die Form der Larve durch die langen Fortsätze bestimmt, in welche ihre peripheren Theile auswachsen (Fig. 202 *C* u. *D*). Diese werden umzogen von der Wimperschnur, die noch immer in sich zurückläuft und dieses Verhalten auch beibehält. — Indem sich noch das anale Feld spitz auszieht, ist die Form des Pluteus erreicht (Fig. 202 *D*). Von den Armen desselben erscheinen besonders die beiden ventral und nach hinten gelegenen stark entwickelt. Sie sind auch deshalb von Bedeutung, weil sie regelmässig vorhanden sind, während die übrigen Arme mehr oder weniger zurücktreten können.

Die Pluteuslarven besitzen im Gegensatz zu den Auricularien und Bipinnarien ein stützendes Kalkskelet. Schon im Gastrulastadium der Larve werden in der Nähe des Blastoporus von den Mesenchymzellen zwei dreistrahlige Kalkkörper ausgeschieden. Infolge der Thätigkeit der Mesenchymzellen verlängern sich dieselben bald. Sie nehmen bedeutend an Umfang zu, verzweigen sich und schicken stabförmige

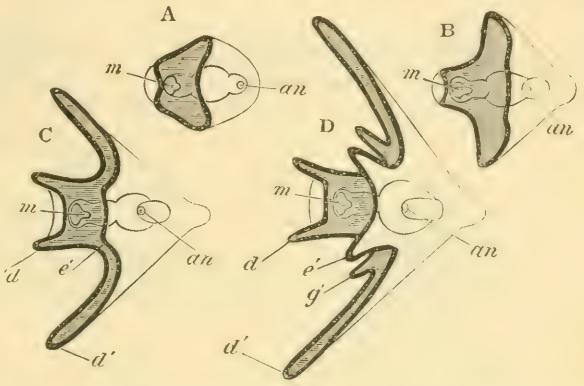


Fig. 202. *A-D* Hervorbildung des Ophiuren-Pluteus aus der Grundform der Echinodermenlarve (Schema nach Joh. Müller aus Balfour's Handbuch).

Die schwarze Linie bedeutet die Wimperschnur, das schraffirte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche.

an After, *m* Mund.

Für die Art der Aufstellung gilt auch hier das auf pag. 277 (Anmerkung) Gesagte.

Ausläufer in die Arme, sobald die letzteren ihre Entstehung nehmen. Nach dem hinteren Ende der Larve zu verschmelzen die Kalkspangen und scheinen hier durch eine Art quergestellten Ring verbunden (Fig. 211, pag. 291). So kommt ein vorzüglicher innerer Stützapparat der Larve und ihrer Anhänge zu Stande.

Ohne eine eigentliche Metamorphose entwickelt sich Amphiura squamata. Amphiura ist lebendig gebärend. Die ersten Entwicklungsvorgänge sind ungefähr dieselben, welche wir bisher kennen lernten. Es entsteht ein ovaler Embryo, der eine bilateral symmetrische Gestaltung annimmt, sich aber nicht zu einer bewimperten Larve ausbildet, sondern direct in den fünfstrahligen Stern übergeht. Die zur Welt kommenden Jungen weisen bereits die Organisation der Mutter auf. Von Interesse ist aber, dass trotzdem das Larvenskelet des Pluteus in den Embryonen angelegt wird. Diess weist darauf hin, dass auch bei Amphiura oder ihren Vorfahren früher eine Metamorphose statthatte, die jedoch infolge einer veränderten Lebensweise aufgegeben wurde.

Echiniden.

Die Larven ähneln denen der Ophiuriden und werden wie sie als Pluteus bezeichnet. Auch bei ihnen überwiegt an der Bauchseite das anale Feld. Die Wimperschnur ist einfach. Im Innern des Körpers und seiner Anhänge findet sich ein Kalkskelet (Fig. 204 u. 212, pag. 292).

Die Ableitung des Echinidenpluteus aus der Grundform ist ungefähr dieselbe wie bei den Ophiuriden und wird durch die Schemata der Fig. 203 erläutert. Die Gestaltung der einzelnen Seeigellarven ist eine recht verschiedene, je nach der grösseren und geringeren Entwicklung der Arme. Als besonders characteristische Formen lassen sich die Echinus- und Spatangus larve unterscheiden. An dem Analfeld der ersteren treten nach Entwicklung aller 8 Fortsätze die sog. Wimperepauletten auf (Fig. 203 *D*). Es sind diess 2 Paare bewimperter Hervorragungen des Körpers, die jederseits dicht hinter der Wimperschnur ge-

legen, von dieser aber isolirt sind. Nach A. Agassiz wären sie als Theile der Wimperschnur zu deuten, die sich von ihr emancipirten.

Die Larven von Spatangus besitzen die Wimperepauletten nicht, weisen aber am Analfeld drei Fortsätze auf (Fig. 203 *E*), welche von Kalkstäben gestützt werden, wie die übrigen Fortsätze des Körpers. —

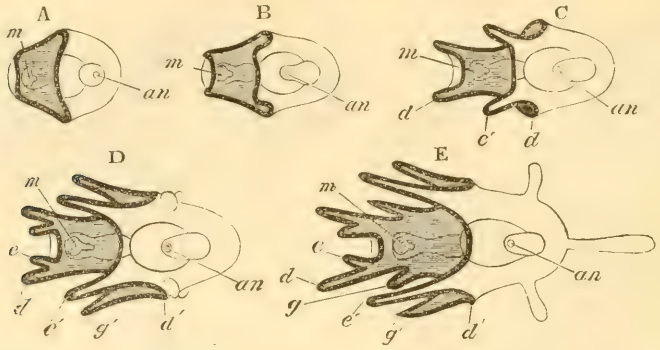


Fig. 203. Hervorbildung des Echiniden-Pluteus aus der Grundform der Echinodermenlarve. (Schema nach Joh. Müller aus Balfour's Handbuch.)

Die schwarze Linie bedeutet die Wimperschnur, das schraffirte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche. (Wegen der Aufstellungsweise der Figuren vgl. die Anmerkung pag. 277 unten.) *an* After, *m* Mund. Die übrigen Buchstaben betreffen, wie in Fig. 202, die Nomenclatur der Körperanhänge, auf welche hier nicht weiter eingegangen wurde.

Bei dem Pluteus von Arbacia stehen nur zwei, aber besonders lange Fortsätze auf dem Analfelde (Fig. 204). Ausserdem besitzt derselbe neben den gewöhnlichen Pluteusarmen noch zwei Paare ohrförmiger Fortsätze, welche wie die Arme von der Wimperschnur umzogen werden (Fig. 204) (Joh. Müller, Fewkes). Auf dem Analfeld dieser Larve erkennt man bereits eine Pedicellarie des künftigen Seeigels.

Die Skelettheile kommen bereits sehr frühzeitig als Producte der Mesenchymzellen zur Entwicklung (Selenka No. 53, Ludwig No. 34). Zwischen zwei Zellen lagert sich zuerst ein Kalkconcrement ab, welches sich bald vergrössert und zu einem Dreistrahler wird. Die skeletogenen Zellen ziehen sich dann auf dessen Strahlen zurück, an welchen sie sich unter fortwährender Ablagerung von Kalksalzen allmählich weiterschieben. So entstehen schliesslich die langen Skeletstäbe, die vielfach verzweigt und netzförmig durchbrochen sein können (Fig. 204 und 212, pag. 292).

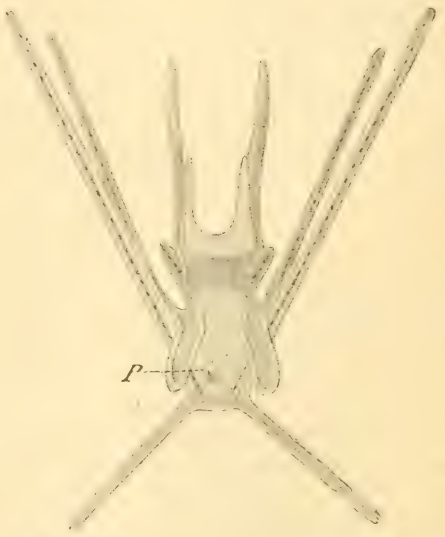


Fig. 204. Pluteuslarve von Arbacia pustulosa (nach Joh. Müller).

P Pedicellarie. Die Skeletstäbe erscheinen dunkel.

Auch bei den Seeigeln kann die typische Larvenform ausfallen. So beschreibt A. Agassiz (No. 4) einen lebendig gebärenden Spatangiden, Hemiaster australis, dessen Eier sich bereits innerhalb des Ovariums entwickeln und dann in eine Art von Bruthöhle gelangen, die über der Ambulacralfurche durch dicht zusammenliegende und schräg gegen einander geneigte Stacheln gebildet wird. Hier entwickeln sich direct die jungen Seeigel.

4. Die Umwandlung der Larve in das Echinoderm.

Die Verwandlung der Larve in das Echinoderm vollzieht sich am einfachsten bei den Holothurien, weshalb wir diese Abtheilung zuerst unserer Betrachtung unterwerfen.

Holothurien.

Die Umwandlung der Auricularia in die Holothurie macht sich in der äusseren Gestaltung der Larve dadurch geltend, dass die lappenförmigen Fortsätze derselben allmählich schwinden und die Wimperschnur eine Umgestaltung erfährt, indem sie in einzelne Stücke zerfällt (Fig. 205 *A* u. *B*). Die grössere Anzahl dieser Stücke verändert ihre

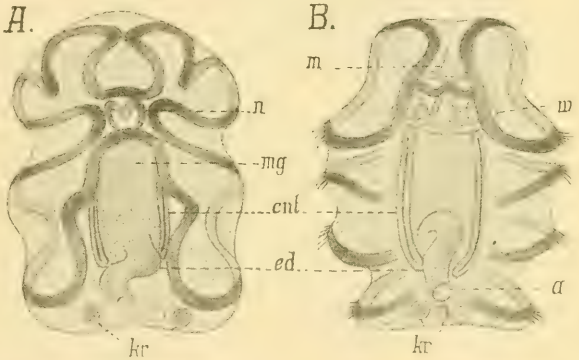


Fig. 205. *A* u. *B* Umwandlung der Auricularienlarve von Synapta digitata in die Puppenform (nach Semon).

a After, *ed* Enddarm, *ent* Enterocöl, *kr* Kalkrädchen, *m* Mundtrichter, *mg* Magen, *n* Nervenbänder, *w* Wassergefässringe mit den Ausstülpungen (Tentakel- und Radiärgefässen).

Lage insofern, als dieselben ihre längs gerichtete Lage mit einer queren vertauschen (Fig. 205 *B*). Gleichzeitig schwinden die Ausbuchtungen des Larvenkörpers, und derselbe nimmt eine mehr walzenförmige Gestalt an, wobei sich nach Semon sein Umfang in auffallender Weise verringert. Schliesslich verwachsen die einzelnen Stücke der Wimperschnur zu fünf Ringen, welche die Larve wie die Reifen eines Fasses umgeben (Fig. 206). Es ist diess das sog. Puppenstadium, welches von einigen Holothurien (z. B. Cucumaria) auch angenommen wird, ohne dass dieselben vorher die Auricularienform durchlaufen haben. Auffallend ist dieses Stadium durch die Uebereinstimmung mit der Antedonlarve, mit welcher es auch die Zahl der Wimperkränze gemeinsam hat.

Die Verlagerung der Wimperschnur hat man sich nach Semon so vorzustellen, dass dieselbe mitsammt dem umgebenden Körperepithel wohl infolge innerer Wachsthumsprocesse aus ihrer Lage gerückt und dadurch ihr Zusammenhang gelöst wird.

Bei der Umgestaltung der Wimperschnur berücksichtigten wir noch nicht die in der Nähe des Mundes gelegenen Theile derselben, welche sich nicht an der Bildung der äusseren Bewimperung des Puppenstadiums betheiligen. Vom longitudinalen sowohl, wie vom transversalen Abschnitt

der Wimperschnur treten einzelne Theile dicht an die Gegend der Mundöffnung heran (Fig. 205 *A*). Nach dem Zerreissen der Wimperschnur kann man vier Abschnitte derselben unterscheiden, welche die Mundöffnung dicht umgeben und schliesslich einen geschlossenen Ring um dieselbe bilden. Allmählich rücken sie mehr in die trichterförmige Einsenkung, welche zur Mundöffnung führt Indem dann der Trichter sich stark verengert, kommen sie in das Innere der Larve zu liegen und werden zur Bekleidung der Spitzen der fünf nach vorn gerichteten Ausstülpungen des Hydrocöls (also zur Tentakelbildung) verwendet (Fig. 205 *B*). Schon vor den Wimperschnurabschnitten und gewissermassen von ihnen gedrängt, sind die beiden Nervenbänder in den Trichter hinab gerückt (Fig. 205 *A*, *n*), da sie näher zu der Mundöffnung lagen, als die Wimperschnüre. In der Tiefe des Trichters verbinden sich dann ihre freien Enden, und so bilden sie den Nervenring der Synapta (Semon). Gerade die vier in die Tiefe gerückten Abschnitte der Wimperschnur waren es, die durch Nervenfasern mit jenen Nervenbändern in Verbindung standen. Wahrscheinlich bleibt diese Verbindung während der Metamorphose erhalten, und sobald die Wimperschnur die fünf Tentakel überlagert hat, kommen am Nervenring die fünf starken Tentakelnerven zur Anlage, während erst später die fünf Radiärnerven am Nervenring hervorknospen (Semon). Die anfangs oberflächlich gelegenen Theile des Nervensystems werden später vom übrigen Ectoderm überwachsen, und indem sich auch noch Mesenchymzellen darüber schieben, gelangen sie mehr in die Tiefe.

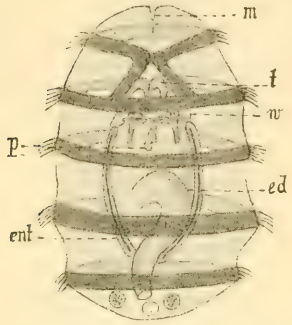


Fig. 206. Puppenform der Larve von Synapta digitata (nach Semon).

ed Enddarm, *ent* Enterocöl, *m* Mundtrichter, *w* Wassergefässring mit Ausstülpungen nach vorn (Tentakeln [*t*]) und hinten (Radiärgefässe und Polische Blasen [*p*]).

Die Wimperschnur, welche nach Semon den Mund umzieht, ändert bei der Umgestaltung der Larve ihre Lage, indem sie völlig in den Vorderdarm zu liegen kommt. Hier sollen sich ihre Zellen an der Wandung ausbreiten und das Epithel liefern.

Unsere bisherige Kenntnissnahme von der inneren Organisation der Holothurienlarve beschränkte sich auf die Bildung des Darmes, der beiden Enterocölsäcke, welche sich zwischen Darm und Körperwand ausbreiteten und des Hydrocöls. Letzteres sahen wir als fünflappiges Gebilde den Munddarm der Larve umwachsen. Es repräsentirte bereits die Anlage des Wassergefässrings und der fünf Tentakel der Holothurien. Zwischen den fünf Primärtentakeln entstehen fünf secundäre Ausstülpungen des Wassergefässringes, welche zunächst auch nach oben gerichtet sind (Fig. 205 *B*). Später biegen sich aber fünf der jetzt vorhandenen zehn Ausstülpungen des Wassergefässringes über die Kalkspangen hinüber und wachsen nach hinten aus (Fig. 206 u. 207), so dass man jetzt fünf Tentakel- und fünf Radiärgefässe vor sich hat (Semon). Es erhebt sich nun die Frage, ob von den Gefässen die fünf zuerst gebildeten (die sog. Primärtentakel) sich nach hinten umschlagen und damit den Radiärgefässen der übrigen Echinodermen entsprechen, wie es wohl am natürlichsten scheint, aber doch in Abrede gestellt wird, oder ob es die secundär entstehenden Gefässe sind. Ueber die anscheinend so klar vorliegende Homologie der

Ambulacralgefässe in den verschiedenen Abtheilungen der Echinodermen sind die Auffassungen der Autoren dennoch getrennt (vgl. Semon No. 55).

Deutlicher treten die Verhältnisse der inneren Organisation in der Fig. 207, einem Längsschnitt des Puppenstadiums von Cucumaria (nach Selenka) hervor. Nach vorn sieht man die Tentakel-, nach hinten die Radiärgefässausstülpungen von dem Wassergefässring abgehen. Auch die Poli'schen Blasen nehmen ihren Ursprung als Ausstülpungen des Wassergefässringes. Dieser steht in dem betr. Stadium noch durch den Steincanal und den Rückenporus mit der Aussenwelt in Verbindung. Dieselbe wird später unterbrochen, indem sich am Steincanal ungefähr in der Mitte seines Verlaufs ein Haufen von Mesenchymzellen anlegt und hier eine halbmondförmige Kalkleiste ablagert, welches Gebilde als der Madreporenplatte entsprechend betrachtet werden muss. Wo es dem Steincanal ansitzt, schnürt sich derselbe durch, und die eine Hälfte hängt nunmehr frei vom Ringcanal in die Leibeshöhle herab, während die andre allmählich obliterirt.

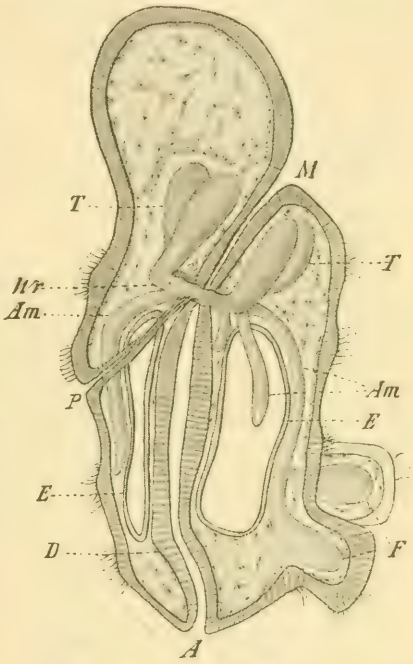


Fig. 207. Längsschnitt einer Larve von Cucumaria doliolum, etwas schematisirt (nach Selenka).

A After, *Am* Ambulacral-(Radiär-)Gefässe, *D* Darm, *E* Enterocölien, *F* Füsschen, *M* Mund, *P* Rückenporus, durch den Steincanal nach dem Wassergefässring führend, *T* Tentakelgefässe, *Wr* Wassergefässring.

Aeusserlich nähert sich das Puppenstadium schon dadurch mehr der fertigen Holothurie, dass am hinteren Theil der Ventralseite die beiden ersten Füsschen hervortreten, deren Bildung auf Ausstülpungen des betr. Radiärgefässes zurückzuführen ist (Fig. 207 u. 208 *F* u. *f*). Gleichzeitig gehen auch die Tentakel ihrer weiteren Ausbildung entgegen. Wir sahen bei Synapta, dass ein Theil der Wimperschnur in den Mundtrichter hinabrückte, um hier die ectodermale, zum Theil aus Sinneszellen bestehende Bedeckung der Tentakelgefässe zu liefern. Dann schloss sich der Mundtrichter bis auf einen äusserst feinen Spalt, und es wurde so eine Art von Vorhof gebildet (man vgl. die entsprechenden Vorgänge bei der Bildung des Vestibulums von Antedon, pag. 296). Im Vorhof liegen die Tentakel, an welche sich noch immer der Nervenring anschliesst. Er liegt da, wo sich der anfangs aus fünf, später aus zehn Spangen bestehende Kalkring, der Stützapparat der Tentakel, an diese ansetzt. Haben die Tentakel die nöthige Ausbildung erlangt, so werden sie durch den Spalt, welcher sich wieder erweitert, nach aussen gestreckt (Fig. 208), und die junge Holothurie bewegt sich jetzt sowohl mit Hilfe der noch vorhandenen Wimperreifen, sowie durch Ansaugen mit Tentakeln und Füsschen, wo letztere vorhanden sind. Bei Synapta kommen sie bekanntlich nicht zur Ausbildung, die Radiärgefässe erleiden vielmehr eine Rückbildung.

Somit würde die Form der Holothurie erreicht sein, wenn dem jungen Thier nicht noch die grössere Zahl von Tentakeln und Füsschen fehlte und seine Körperbedeckung schon die definitive Ausbildung besässe. Die Bildung weiterer Tentakel und Füsschen geschieht wohl auf dieselbe Weise, wie wir sie bereits kennen lernten, nämlich durch Ausstülpung an den bereits gebildeten Theilen des Wassergefässsystems. Die Wimperreifen sollen sich nach Semon dadurch verlieren, dass sich ihre Zellen über die gesammte Oberfläche der Larve verbreiten und an Stelle des anfangs sehr platten Körperepithels treten, welches nunmehr einer dicken Epithellage Platz macht. Mund und After der Larve sind mit dem fortschreitenden Wachsthum aus ihrer mehr ventralen Stellung an das vordere und hintere Ende des Thieres verlagert worden.

Fig. 208. Holothurienlarve mit Wimperreifen, ausgestreckten Tentakeln (*T*) und entstehenden Füsschen (*f*) (nach Joh. Müller).

Nachdem wir die Holothurienlarve in ihrer Ausbildung bis zum jungen Thier verfolgt haben, bleiben uns nur noch einige wichtige innere Bildungsvorgänge zu betrachten übrig, welche sich auf die Derivate des mittleren Keimblattes beziehen. Wie wir bereits bei der vorstehenden Schilderung genöthigt waren, verschiedene Formen zur Betrachtung heranzuziehen, so ist diess auch bei nachfolgenden Angaben der Fall, die wir grösstentheils den Arbeiten von Selenka und Semon entnehmen.

Nachdem wir im ersten Abschnitt die Entstehung der Mesenchymzellen kennen gelernt, hatten wir dieselben geflissentlich nicht weiter berücksichtigt. Ihr bei Weitem grösster Theil wird zu Bindesubstanz. Während die Mesenchymzellen der inneren Ectodermwand zumeist als isolirte Zellen anliegen, häufen sie sich zu beiden Seiten des Enddarms in grösseren Gruppen an, welche die Bildung der Kalkkugeln und Kalkrädchen übernehmen. Ebenso treten sie zahlreich in der Umgebung des Steincanals und des Wassergefässrings auf, indem sie dort die bekannten Kalkablagerungen, hier den Kalkring im Umkreis des Schlundes bilden. — Unter dem gesammten Ectoderm lassen die Mesenchymzellen, indem sie sich vermehren, eine Art von Cutis entstehen. (Metschnikoff No. 37.) Unterhalb der Wimperschnur bilden sie nach Semon halbrinnenförmige Scheiden, welche wohl zur Stütze des Wimperapparates dienen. — Spaltbildungen im Mesenchym sollen die Blutgefässe der Holothurie entstehen lassen. So treten die den Darm begleitenden Gefässe zuerst als lacunäre Räume in dem dorsal und ventral vom Darm gelegenen Mesenchym auf. Die Blutzellen hingegen sollen sich von den Wandungen des Hydro-Enterocöls losgelöst und bei der Bildung jener Gefässe betheiligt haben. Diese freien Zellen, welche sich sowohl in der Leibeshöhle, wie in den Ambulacral- und Blutgefässen finden, würden also nach dieser Auffassung nicht von dem ursprünglichen Mesenchym abstammen (Semon).

Von der Muskulatur rührt nur diejenige des Vorderdarms vom Mesenchym her. Sie wird aus der Larve in das junge Thier übernommen (Selenka). Die übrige Muskulatur entstammt zum Theil dem Wassergefässsystem, dessen Epithel einen äusseren Belag von contractilen Zellen erzeugt. Nach Selenka entstehen auch die fünf starken Längsmuskeln der Holothurie in dieser Weise von den radiären Ambulacralgefässen aus, was jedoch von

Semon in Abrede gestellt wird. Nach ihm nimmt die Rings- und Längsmuskellage der Körperwand und des Darmes ihren Ursprung vom Enterocöl aus. Die beiden Säcke desselben haben sich bedeutend ausgedehnt und als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand angelegt, um die Muskulatur- und Epithelauskleidung der Leibeshöhle entstehen zu lassen. Dorsal und ventral vom Darm wird ein Mesenterium gebildet; während aber das ventrale durchbrochen wird und hier beide Enterocölien zusammenfliessen, bleibt das dorsale erhalten und bestätigt dadurch zeitlebens die Entstehungsweise der Leibeshöhle aus zwei getrennten Säcken, sowie die bilaterale Anlage des Körpers überhaupt.

Die Anlage des Nervensystems wurde schon oben besprochen. Ueber die Bildung des Genitalsystems wissen die Autoren keine recht sicheren Angaben zu machen.

Asteriden.

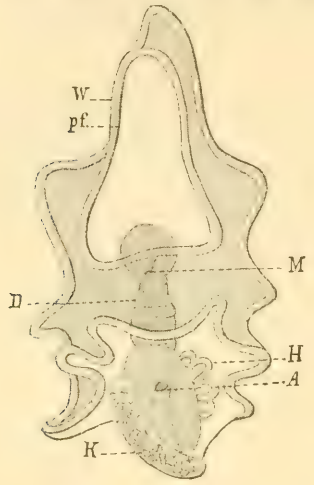
Während frühere Forscher zu glauben geneigt waren, dass der Seestern sozusagen als Knospe an der Larve entstände, wissen wir heute, wie auch hier ein Uebergang des Larvenkörpers in denjenigen des ausgebildeten Thieres stattfindet. Allerdings treten dabei gewisse Modificationen auf, indem sich der Körper des Echinoderms zunächst nur in einem verhältnissmässig kleinen Abschnitt des Larvenkörpers anlegt. Erst allmählich wird dann der grössere Theil der Larve zu der Bildung des Seesterns herangezogen. In bestimmten Fällen allerdings scheint dieser letztere Vorgang auszubleiben, und das Echinoderm nimmt dann nur aus einem Theil des Larvenkörpers seinen Ursprung. Bei diesem Entwicklungsmodus löst sich der junge Seestern vom Larvenkörper ab, und dieser letztere soll noch längere Zeit zu existiren vermögen (Joh. Müller, Koren und Danielssen). Ein solches Verhalten konnte Veranlassung geben, den Vorgang als Knospung anzusehen, welche Auffassung aber durch die zu schildernde Umwandlung des ganzen Larvenkörpers bei anderen Seesternen widerlegt wird.

Die Verwandlung der Bipinnaria oder Brachiolaria in den Seestern ist am eingehendsten von A. Agassiz (No. 1) und Metschnikoff (No. 37) studirt worden.

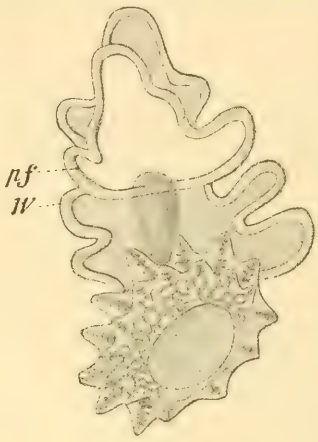
Die erste Anlage des Seesterns findet im hinteren Theile des Larvenkörpers statt. Links vom Magen liegt die fünfstrahlige Anlage des Wassergefässsystems (Fig. 209 *H*), während auf der rechten Seite des Magens eine Anlagerung von Mesenchymzellen auftritt, in der sich bereits die ersten Skelettheile (Fig. 209 *K*) ausscheiden. Durch die Wassergefässrosette wird die ventrale oder ambulacrale Seite des künftigen Seesterns bezeichnet, durch die Skeletbildung seine dorsale oder antiambulacrale Fläche. Beide kommen getrennt zur Anlage. Schon sehr früh ist an ihnen der fünfstrahlige Bau des Seesterns zu erkennen. An der ambulacralen Fläche äussert er sich dadurch, dass in der Larvenhaut unmittelbar über den Radien der Wassergefässrosette fünf Falten entstehen, an der antiambulacralen Fläche aber lagern sich die Kalkstäbchen in Form eines Fünfecks entsprechend ab. Beiderseits ist mit der Ablagerung der cutisbildenden Mesenchymzellen zu Seiten des Magens zugleich eine Verdickung der Epidermis verbunden. — Das Verständniss dieser Vorgänge wird dadurch erschwert, dass die ambulacrale und antiambulacrale Fläche nicht parallel, sondern beinahe im rechten Winkel gegen einander geneigt sind. Zwischen beiden liegt der umfangreiche Magen. In der allerdings einem etwas früheren Stadium entsprechenden Fig. 209 sieht man die Wassergefässrosette (*H*) zum Theil verdeckt vom

Magen, während die Anlage der antiambulacralen Fläche diesem aufliegt. Die letztere entwickelt sich in der Weise weiter, dass sich aus den Kalkconcrementen eine Anzahl von Platten bildet (vgl. weiter unten), welche eine pentagonale Fläche darstellen. Indem diese sodann in fünf Fortsätze auswächst, wird die Rückenfläche der Arme des Seesterns angelegt. Auf ihr erscheinen warzenförmige Höcker, aus denen später die Stacheln hervorgehen.

Auf dieser Stufe kommt der Seestern, wenigstens in Bezug auf seine dorsale Aussenseite, der Gestaltung des ausgebildeten Thieres bereits nahe, und man sieht ihn der Larve anhängen, deren hinteres Ende er



209



210

Fig. 209 u. 210. Bipinnarialarven mit der Anlage des Seesterns in verschiedenen Stadien (nach Joh. Müller).

A After, *D* Darm, *H* Wassergefässrosette, *K* Kalkausscheidung, in der Anlage der antiambulacralen Fläche des Seesterns gelegen. *M* Mund, *pf* präorales Feld der Larve. *W* Wimperschnur.

ganz eingenommen hat (Fig. 210). Ihr vorderer Abschnitt ist noch recht wohl erhalten, doch beginnt nunmehr auch dessen Rückbildung. Er verkümmert allmählich, indem seine Substanz durch die als Phagocyten functionirenden Mesenchymzellen aufgenommen, intracellulär verdaut und wohl zur Verwendung beim Aufbau des neuen Körpers brauchbar gemacht wird (Metschnikoff No. 40). Zugleich mit diesen Vorgängen verringert sich der Umfang des Magens; infolge dessen vermögen sich die beiden getrennt angelegten Flächen des Seesterns einander zu nähern. Sie decken sich und verwachsen schliesslich mit einander. Die vorher nicht geschlossene Wassergefässrosette umwächst den Oesophagus und ihre Radien verlängern sich zu den Ambulacralgefässen, die ihrerseits wieder die Füsschen aus sich hervorsprossen lassen. Diess geschieht auf die Weise, dass das distale Ende der Gefässanlage zu dem sog. Fühler des Armes wird, seitlich aber paarweise die Füsschen sich anlegen. Die jüngsten Füsschen finden sich immer neben dem Fühler, also an der Spitze des Armes, während die älteren nach dessen Basis zu gedrängt werden. Am Grunde des Fühlers tritt als eine Anhäufung rothen Pigments schon sehr früh das Auge auf.

An der antiambulacralen Fläche haben schon früher Ausscheidungen von Kalksalzen stattgefunden, welche anfangs feine Stäbchen bildeten und sich später zu netzförmig structurirten Platten vereinigten. Solcher Platten lassen sich bald 11 unterscheiden, eine central gelegene und (um sie im Kreise angeordnet) zwei Reihen alternirender Platten, die Anlagen der Radial- und Interradialplatten. Eine der ersteren, die anfangs links neben dem Rückenporus liegt, umwächst denselben später und wird dadurch zur Madreporenplatte (Ludwig). Die Ambulacral- oder Wirbelstücke der Arme treten nach Ludwig bereits sehr früh als fünf Paare von Kalkkörperchen am Grunde der fünf Hydrocölbuchten auf. Sie zeigen also schon jetzt die Lage, welche sie auch künftighin beibehalten, nämlich an der Aussenseite des späteren radiären Ambulacralgefässes. Die übrigen Skeletstücke der Arme kommen erst später zur Anlage.

Es frägt sich jetzt, in welcher Weise der Larvendarm sich zu dem neugebildeten Seestern verhält. Die älteren Angaben lassen darüber Genaueres nicht erkennen, weshalb wir uns in Bezug hierauf an die neueren Untersuchungen von Ludwig über Asterina gibbosa halten, einer Form, die sich allerdings weder aus einer Bipinnaria, noch aus einer Brachiolaria entwickelt (vgl. oben, pag. 280). Aber auch bei ihr legen sich die beiden Flächen des Seesterns getrennt an und vereinigen sich später in ähnlicher Weise, wie oben geschildert. Hieraus darf man vielleicht schliessen, dass auch die in Rede stehenden Vorgänge denjenigen bei den typischen Larven ähneln werden. Bei Asterina löst sich der Munddarm der Larve vom Magen ab und hängt als ein nach innen blindgeschlossenes Rudiment dem Larvenmunde an. Der Darm ist eine Zeit lang ohne jede Verbindung mit der Aussenwelt. Der definitive Mund des Seesterns wird sodann dadurch gebildet, dass eine Ausbuchtung des Magens gegen die Körperwand vorwächst und schliesslich nach aussen durchbricht. Der Magen selbst wird in den Seestern hinüber genommen. Er erhält später fünf Aussackungen, welche sich an ihrer Spitze gabeln, die Anlagen der fünf Paare von Blinddärmen. Schon früher als die Verbindung des Darmes mit dem Munde ist der After obliterirt, und erst nach Bildung der Mundöffnung entsteht der neue After. Er bricht am Rande der Centralplatte, zwischen dieser und einer Interradialplatte durch. Nach der Beobachtung von Agassiz sollte der Mund durch Verkürzung des langen Oesophagus zu Stande kommen und der After persistiren.

Von Interesse ist das Verhalten des Rückenporus und Steincanals, wie es Ludwig von Asterina schildert. Bei dieser Form bildet sich nach der Trennung von Enterocöl und Hydrocöl an letzterem ein Canal, welcher, der Wassergefässrosette anhängend, in das Enterocöl einmündet und zwar ganz in der Nähe der Stelle, wo auch der Rückenporus mit dem Enterocöl in Verbindung steht. Dieser Canal ist der Steincanal, welcher sich erst später mit dem Rückenporus vereinigt. Also giebt es ein Stadium, in welchem der Steincanal vom Wassergefässring nicht direct nach aussen, sondern vielmehr in die Leibeshöhle führt. Diese steht dann erst ihrerseits durch den Porus mit der Aussenwelt in Verbindung. Ludwig vergleicht diese Verhältnisse mit denen, welche er von den Crinoiden beschrieb (No. 30, 32). Bei ihnen dringt das Wasser durch die Kelchporen in die Leibeshöhle, um hier von den in der Mehrzahl vorhandenen und vom Wassergefässring in die Leibeshöhle herab hängenden Steincanälen aufgenommen und in den Wassergefässring geleitet zu werden. —

Die erste Anlage des Blutgefässsystems entsteht nach Ludwig da, wo sich der Darm zur Bildung des Oesophagus ausbuchtet. In der zwischen Hydrocöl-, Enterocöl- und Darmwand gelegenen Mesenchymschicht bildet sich dort ein Spalt, welcher eine Auskleidung von sehr flachen Zellen aufweist. Diess ist die Anlage des ersten Blutgefässrings. Aehnlich entsteht als Spaltraum neben dem Steincanal das gewöhnlich als Centralgeflecht des Blutgefässsystems in Anspruch genommene Gebilde (vgl. hierzu unten: Allgemeines).

Das Nervensystem von Asterina legt sich in Gestalt eines epithelialen Ringwulstes an, welcher die Stelle der späteren Mundöffnung umgiebt. Seine Bildung ist gewiss eine ähnliche, wie wir sie vom Centralnervensystem der Holothurien kennen lernten.

Die Metamorphose der von der Bipinnarien- und Brachiolarienform abweichenden Seesternlarven, wie z. B. der Asterina gibbosa (Fig. 201 pag. 280) vollzieht sich ebenfalls, indem die Larvenorgane grösstentheils in den Seestern mit hinübergenommen werden (Ludwig). Nur Mund und After sind zu erneuern, und das Larvenorgan erleidet eine Rückbildung, indem es allmählich resorbirt wird. Der Seestern entsteht auch hier aus einer anfangs getrennten ambulacralen und antiambulacralen Anlage. — Der Entwicklung von Asterina scheint die des Pteraster militaris zu ähneln (Koren und Danielssen). Bei diesem Seestern tritt allerdings eine Art von Brutpflege auf. Am Rücken des Thieres wird ein Brutraum gebildet, indem sich über den Stacheln eine Haut ausspannt. Da hinein gelangen die Eier und entwickeln sich zu den Larven und jungen Seesternen.

Ophiuriden.

Obwohl die Larven der Ophiuriden und Asteriden in ihrer Gestaltung so verschieden sind, so zeigt doch ihre Metamorphose eine gewisse Uebereinstimmung. Auch bei der Pluteuslarve legen sich die ambulacrale und antiambulacrale Fläche gesondert an und liefern erst durch ihre spätere Vereinigung den fertigen Stern (Joh. Müller, Metschnikoff). Im Pluteus liegt ventral vom Oesophagus die an der Rückenfläche der Larve nach aussen mündende fünfstrahlige Wassergefässrosette. An ihr äussert sich zunächst die beginnende Metamorphose, indem sich über ihren einzelnen Radien die Mesenchymschicht und die anliegende Larvenhaut verdickt. Damit ist die Anlage der ambulacralen Fläche des Sternes gegeben. Indem die fünf Radien der Rosette, welche die späteren Ambulacralgefässe darstellen, je zwei seitliche Ausstülpungen treiben, erhalten sie die Anlagen der ersten Füsschen, denen bald darauf ein zweites und drittes Paar folgt u. s. f. — Während sich diese Vorgänge an der ventralen Seite des Pluteus vollzogen, sind an seiner dorsalen Seite die ersten Andeutungen der antiambulacralen Fläche des Ophiuriden aufgetreten und zwar in Form von fünf Wucherungen der Larvenhaut. Sie sind in einer Linie angeordnet, so dass drei von ihnen auf dem grösseren und zwei auf dem kleineren Theile des Schirmes liegen. In ihnen treten die fünf Skeletstücke als Producte der Mesenchymzellen auf. Wenn auch jetzt die Haupttheile für die Bildung des Sterns angelegt sind, so muss doch noch eine totale Umlagerung erfolgen, um ihn entstehen zu lassen. Dieselbe beginnt damit, dass die bisher halbkreisförmige Wassergefässrosette sammt ihren Anhangsgebilden den Oesophagus umwächst, wodurch der Wassergefässring gebildet wird. Bei der Schliessung des Ringes sind natürlich die beiden vorher extremsten Gefässe neben einander zu liegen gekommen, und es ist zugleich die Form

des Sterns, zunächst an seiner ambulacralen Fläche, erreicht. Das ist jedoch auf der antiambulacralen Fläche noch nicht der Fall. Auch hier machen die (dorsalen) Hautwucherungen ansehnliche Lagenveränderungen durch; doch erst dann, wenn die Larvenanhänge zur Rückbildung kommen, gelangen die antiambulacralen Theile dazu, die ambulacralen zu decken und damit den Stern zu einem vollständigen zu machen. — Die inneren Theile der Larve, die vom Enterocöl gebildete Leibeshöhle, der Darm u. s. f. werden dabei in den definitiven Stern aufgenommen; der Mund soll persistiren, während der After schwindet. Beim Vollzug dieser Vorgänge, welche die Ausbildung der definitiven Form des Thieres zur Folge haben, geht das Kalkskelet des Pluteus zu Grunde. Die Stäbe brechen in Stücke; infolgedessen fallen die Arme zusammen und Skelet sammt Larvenkörper scheint schliesslich vom jungen Schlangenstern resorbirt zu werden.

Fig. 211. Pluteuslarve mit der Anlage des Ophiuriden (nach Joh. Müller).
Die Stäbe des Larvenskelets erscheinen dunkel.

Wie die Arme der Seesterne wachsen auch die der Ophiuren an der Spitze, mit Ausnahme der Terminalstücke, welche den in der dorsalen Fläche zuerst angelegten Skeletstücken entsprechen. Zwischen ihnen und den benachbarten schieben sich also die neuen Stücke ein. Die Skelettheile folgen dabei einem ganz ähnlichen Gesetz wie die Füsschen, deren Neubildung immer zwischen dem (endständigen) Fühler und dem nächst stehenden Paar vor sich geht. Von Interesse ist die Entstehung der Armwirbel, die sich nach Ludwig (No. 34) aus zwei zu beiden Seiten der Medianlinie gelegenen Kalkplättchen zusammenlöthen.

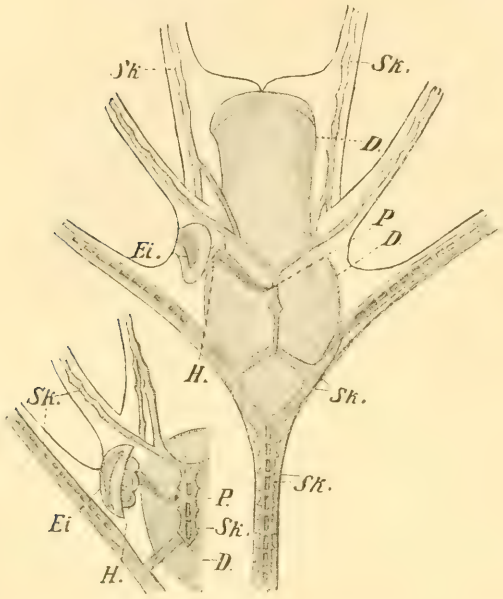
Echiniden.

Nach der Darstellung Metschnikoff's (No. 37) besteht insofern ein gewisser Unterschied zwischen der Metamorphose der Echiniden und derjenigen der übrigen Echinodermen, als sich hier eine Einstülpung der Larvenhaut bildet, an deren Grunde die erste Anlage des Seeigelkörpers auftritt. So kommt es, dass diese erste Anlage nicht frei zu Tage liegt, sondern ähnlich wie durch ein Amnion von einer Falte der Larvenhaut überdeckt wird. Da aber auch hier die Larvenhaut direct in die Haut des Seeigels übergeht, scheint uns darin kein bedeutender Unterschied zu liegen.

Die Umbildungsvorgänge des Pluteus in den Seeigel sind folgende. Im Innern des mit vier Armen versehenen Pluteus von Strongylocentrotus lividus finden wir ungefähr die Verhältnisse, wie sie bei der Bildung des Enterocöls und Hydrocöls besprochen wurden. Rechts und links vom Magen liegen die Enterocölsäcke; das Hydrocöl lagert sich über den linken derselben und hat die Form einer Retorte; deren Stiel am Rücken der Larve nach aussen mündet (ähnlich in Fig. 212 u. 213 von einem Spatangiden, doch liegen bei diesen Formen die Verhältnisse etwas anders, wie weiter unten zu erwähnen sein wird). Später, wenn der Pluteus sechsarmig geworden ist, bildet sich über dem Hydrocöl eine Einstülpung der äusseren Haut (Fig. 212). Dieselbe geht

hervor aus einer Verdickung der Epidermis, welche sich allmählich einsenkt und mit ihrem Boden schliesslich das Hydrocöl berührt[1]). Der verdickte, scheibenförmige Grund der Hauteinstülpung ist die erste Anlage der Unterfläche des Seeigelkörpers (von Joh. Müller als „Seeigelscheibe" bezeichnet). Ueber sie legen sich die weit schwächeren Seitentheile der Einstülpung als ein amnionartiger Ueberzug (Fig. 213). Die

212



213

Fig. 212 und **213.** Theile eines Spatangidenpluteus (nach Metschnikoff).

D Darm, *Ei* Einstülpung der Larvenhaut, welche in der Fig. 213 das Hydrocöl (*H*) überdeckt. Das letztere öffnet sich durch den Rückenporus nach aussen. *H* Hydrocöl, *P* Rückenporus, *Sk* Larvenskelet.

Einstülpungsöffnung hat sich verengert, bleibt aber erhalten, während bei den Spatangiden später andere Verhältnisse eintreten (vgl. weiter unten). — Das Hydrocöl wächst jetzt in fünf Fortsätze aus, und das Gleiche thut die Seeigelscheibe, indem sie einen Hautüberzug über jeden der Fortsätze bildet. Dadurch sind die ersten fünf Füsschen des Seeigels entstanden. Dieselben ragen in die Höhle der Einstülpung, sie fast ganz erfüllend.

Während der geschilderten Veränderung im Bereich der Seeigelscheibe macht sich auch die erste Andeutung der Rückenfläche des künftigen Seeigels bemerkbar. Am Schirm des Pluteus, auf seiner Rückenfläche sowohl, wie auf dem analen Feld entsteht je eine rundliche Hautwarze. Beide nehmen bald eine dreilappige Form an und geben sich als die beiden ersten Pedicellarien des Seeigels zu erkennen. Die Figur 214 zeigt dieses Verhalten von einem anderen Seeigel (Arbacia

[1]) Abbildungen, welche Fewkes (No. 13) von Entwicklungsstadien des Echinarachnius parma giebt, dürften die Darstellung Metschnikoff's bestätigen, obwohl sich diess aus dem Text der Arbeit nicht entnehmen lässt. Desgleichen scheint uns aus den Abbildungen von Colton und Garman (No. 11) hervorzugehen, dass die Metamorphose von Arbacia eine ähnliche ist, wie sie von Metschnikoff für Echiniden und Spatangiden geschildert wird. Am Pluteus erscheint eine Höhle, in welcher die zuerst gebildeten Füsschen sichtbar werden. Die letztere Arbeit war uns leider nicht zugänglich und ist uns nur aus der Darstellung von Brooks bekannt (Handbook of Invertebrate Zoology, Boston 1882).

pustulosa). — Bei fortschreitender Entwicklung nimmt die Scheibe immer mehr an Umfang zu, und dabei erweitert sich auch die Einstülpungsöffnung wieder. Durch die letztere werden die contractilen Füsschen schliesslich nach aussen vorgestreckt, und man sieht sie nun-

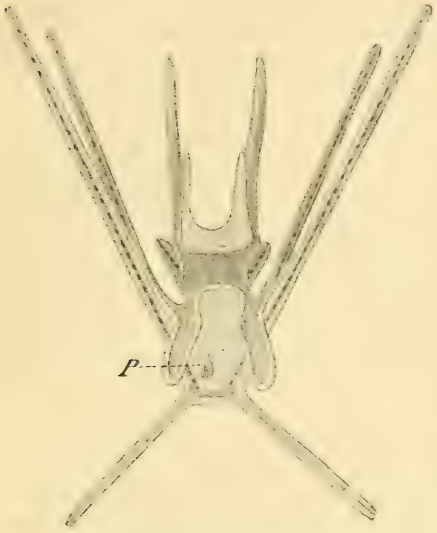


Fig. 214. Pluteuslarve von Arbacia pustulosa (nach Joh. Müller). Die Skeletstäbe sind dunkel gehalten.

P Pedicellarie.

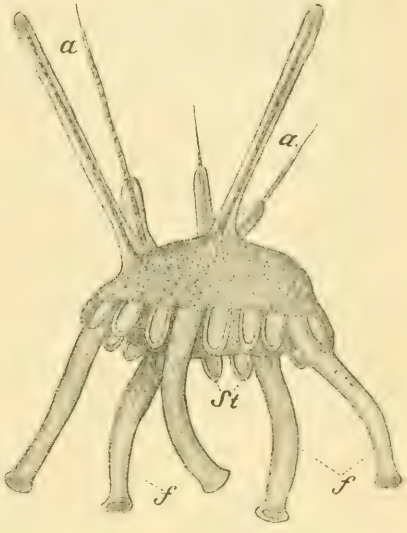


Fig. 215. Junger Seeigel (Arbacia punctulata) mit anhängenden Theilen der Pluteuslarve (nach Colton u. Garman aus Brooks' Handbuch).

a Mehr oder weniger rückgebildete Arme des Pluteus, *f* Füsschen, *St* Stacheln.

mehr tastende Bewegungen ausführen. Zu dieser Zeit beginnt das Larvenskelet zu zerfallen, und die Pluteus-Arme werden infolgedessen zurückgebildet (Fig. 215). Der Körper nimmt dadurch ungefähr die Form einer Halbkugel an, mit der Scheibe als Basis. Immer mehr hat sich der Umfang der Scheibe vergrössert, und entsprechend wurde auch die Oeffnung der Einstülpung erweitert. Die Amnion-ähnliche Hülle verstreicht aber dabei allmählich, und schliesslich bildet sie nur noch eine Ringfalte, welche den Umfang der Scheibe umgiebt und am Ende verschwindet. So scheint auch das „Amnion" direct in die Haut des Seeigels überzugehen, und zwar dürfte es denjenigen Theil der Haut liefern, welcher die sohlenartige Bauchfläche mit dem gewölbten Rücken verbindet. Fig. 215 stellt einen jungen Seeigel dar, welcher ausser den Füsschen noch

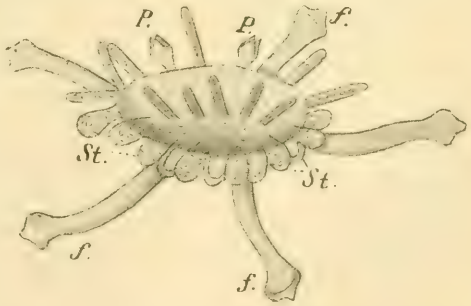


Fig. 216. Junger Seeigel (Arbacia pustulosa) mit anhängenden rückgebildeten Pluteusarmen (nach Joh. Müller).

f Füsschen, *P* Pedicellarien, *St* Stacheln.

einige der Pluteusarme besitzt. Bei ihm werden die Füsschen bereits als Locomotionsorgane verwendet. In der Figur 216 sieht man an dem jungen Seeigel neben den Pedicellarien bereits Stacheln auftreten. Dieselben entstehen als Ausstülpungen der Haut, in denen sich netzförmig structurirte Kalkstäbe ablagern. Von den Platten der Schale erscheint zuerst am Rücken die central gelegene, welche von dem After durchbohrt wird. Um sie lagern sich dann weitere Platten ab und zwar in einer Spirallinie, d. h. so, dass die neu entstehenden Platten die älteren vom analen Pol wegdrängen, indem sie sich zwischen diesen und die älteren Platten einschieben (Agassiz).

Die inneren Larvenorgane gehen in den Seeigel über, doch soll sich ein neuer Oesophagus bilden, welcher nicht von der Wassergefässrosette umwachsen wird, sondern durch den hier bereits vorher gebildeten Wassergefässring hindurchwächst (Bury), also ein etwas abweichendes Verhalten von dem, welches wir in anderen Gruppen bei der Bildung des Wassergefässrings bemerkten. Erhalten bleibt der Rückenporus und seine Verbindung mit dem Wassergefässring durch den Steincanal. Das Auswachsen der Wassergefässrosette zu den Ambulacralstämmen dürfte nach A. Agassiz auf ähnliche Weise vor sich gehen wie bei den Seesternen, indem sich zwischen dem unpaaren endständigen Füsschen und dem nächststehenden Paar immer neue Füsschen einschieben. —

Bei der Umwandlung des Spatangiden pluteus in den Seeigel soll sich nach Metschnikoff die Einstülpung schliessen. An deren Grunde tritt dann die erste Anlage des Seeigels auf. Ausserdem soll das „Amnion" von der Larvenhaut abgelöst werden. Beim Vorstrecken der Füsschen nach aussen müsste also hier sowohl das Amnion, wie ein Theil der Larvenhaut durchbrochen werden.

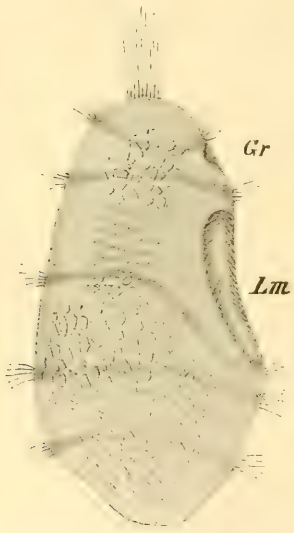


Fig. 217. Larve von Antedon rosacea, mit Wimperreifen und Wimperschopf, sowie mit den Anlagen der Skeletplatten im Innern.

Gr Grübchen, mit dem sich die Larve festsetzt, *Lm* der sog. Larvenmund.

Crinoiden.

Wir verliessen die Larve von Antedon rosacea in einem Stadium, in dem sie eine ungefähr eiförmige Gestalt mit leichter Krümmung gegen die ventrale Seite zeigte. Die weitere Entwicklung ist dadurch characterisirt, dass die Larve ihr freies Leben aufgiebt und zu einer gestielten festsitzenden Form auswächst. Sie durchläuft also ein Stadium, in welchem sie einem gestielten Crinoiden gleicht. Man bezeichnet dasselbe als Pentacrinoidstadium. Spuren dieses Stadiums sind schon in der frei schwimmenden Larve durch die Anlagen des Skelets gegeben, welche im Mesenchymgewebe der Larve auftreten. Sie erscheinen zuerst als kleine Körnchen, die sich aber bald vergrössern, zu Drei- und Vierstrahlern und schliesslich zu gegitterten Platten werden (Fig. 217). Es lassen sich zwei Reihen von je fünf Platten unterscheiden, die den Kelch repräsentirenden Oralia und Basalia, sowie ein unter diesen gelegenes Stück, die spätere

Terminalplatte des Stieles (Fig. 217 sowie 221 (222 pag. 299). Sie ist nach Bury diejenige Platte des Skelets, welche zuerst und zwar tief im Inneren des Larvenkörpers auftritt. Indem zwischen ihr und den Basalia neue Glieder eingeschoben werden (die Stielglieder), rückt sie immer weiter nach unten. Die Stielglieder nehmen ihre Entstehung an der Kelchbasis; die jüngsten liegen also dieser, die ältesten dagegen der Terminalplatte an. Sie stellen anfangs ringförmig gestaltete Platten dar, ändern aber ihre Gestalt bald und werden zu dicken Gliedern, indem sich beiderseits an ihre Flächen stabförmige Kalkconcremente anlagern.

Zwischen den obersten Stielgliedern und den Basalia liegt ein grösseres Skeletstück, welches man als Centrodorsalplatte bezeichnet hat (Fig. 223 *cd* pag. 300). Sie bildet die wichtige Grundlage der Basalplatte des Kelches. Nach Bury entsteht sie durch Vereinigung mehrerer Skeletstücke. Unterhalb der Basalia treten nämlich drei Subbasalplatten auf, welche später mit einander zu einem fünfzackigen Stern verschmelzen und sich am Ende mit dem obersten Stammglied zur Centrodorsalplatte vereinigen. Dieses Verhalten ist deshalb von Wichtigkeit, weil gewisse fossile Crinoiden (Ichthyocrinidae) ebenfalls drei Subbasalplatten in der gleichen Anordnung besitzen.

Die Plattenreihen des Kelches sind zuerst nicht in einem geschlossenen Ringe, sondern in Form eines Hufeisens angeordnet, dessen offene Seite der Lage des „Larvenmundes“ entspricht.

Ehe die Larve die besprochene Ausbildung des Skelets erreicht, hat sie ihr freies Leben bereits aufgegeben. Nach etwa zwölfstündigem Umherschwärmen setzt sie sich mit Hilfe des vor dem „Mund“ gelegenen Grübchens fest (Fig. 217), welches sich dabei rasch zu einer Haftscheibe verbreitert. In diesem Stadium des Festheftens liegt die Larve mit ihrer ganzen Ventralfläche der Unterlage an. Anfangs ist sie noch im Besitz ihrer typischen Bewimperung, verliert dieselbe aber bald. Zugleich ändert sich ihre Gestalt, indem das Vorderende, mit welchem sich die Larve festsetzte und welches später zum Stil auswächst, verschmälert und das entgegengesetzte Ende breiter wird. Die keulenförmig gestaltete Larve hebt sich nun von ihrer Unterlage ab, mit welcher nur das schmale Ende vereinigt bleibt. Dementsprechend bezeichnen wir jetzt den kolbigen, zum Kelch werdenden Abschnitt als oberen, den verschmälerten als unteren Theil der Larve (Fig. 218).

Die wichtigste Veränderung, welche sich nach dieser Umbildung ihrer äusseren Gestalt an der Larve vollzieht, betrifft ihre Ventralfläche. Die dort befindliche weite Grube, die man als Larvenmund bezeichnet, gleicht sich während des Festsetzens der Larve aus, aber an der nämlichen Stelle, wo sie lag, entsteht nunmehr eine abermalige Einstülpung des Ectoderms, welche tiefer ist als jene verstrichene. Wie schon im Bezirk des „Larvenmundes“ erweist sich auch hier das Ectoderm sehr stark verdickt (Fig. 218 *A*). Die Einstülpung tritt bald in nähere Beziehungen zu den inneren Organen, indem ihr oberer Rand sich gegen den oberen Pol der Larve ausdehnt und dadurch der Boden der Grube über die inneren Organe zu liegen kommt (Fig. 218 *B*). Zugleich verengert sich die Einstülpungsöffnung, schliesst sich endlich ganz und löst sich ab. Damit kommt der eingestülpte Theil des Ectoderms als geschlossener Sack ins Innere zu liegen, und indem er noch mehr der schon anfangs hervortretenden Tendenz folgt, rückt er ganz an das obere Ende der Larve (Fig. 218 *C*). Dieser Sack verändert sich später in der Weise, dass sein Boden die Ausstülpungen des Wassergefässsystems (Tentakelgefässe) überdeckt und seine

Decke sich mit dem Mesenchym und der äusseren Ectodermlamelle zum Dach des Vestibulums vereinigt (Fig. 219 u. 220), jenes Vorraums, an dessen Grunde späterhin die Mundöffnung entsteht und dessen Dach

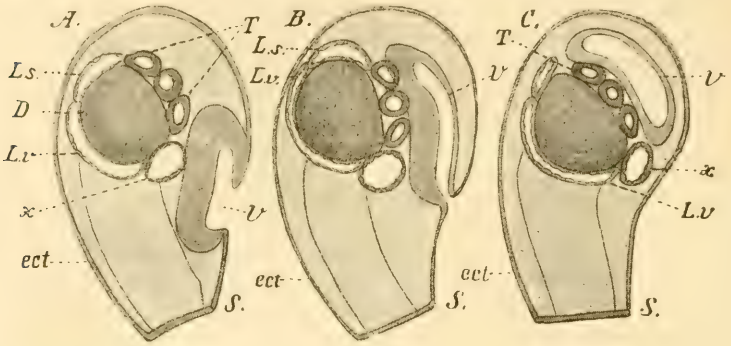


Fig. 218. *A—C* Frühe Entwicklungsstadien der festsitzenden Larve von Antedon rosacea (nach J. Barrois).

Bildung des Vestibulums (*V*) durch Einstülpung des Ectoderms (*ect*).

D Darm, *L. s.* subambulacrale, *L. v.* viscerale Leibeshöhle, *S* Stiel der Larve, *T* Tentakelgefässe, *x* Steincanal (?).

schwindet, um dadurch die Tentakel frei werden zu lassen. Vor Eintritt dieser Vorgänge, welche die Larve schon ihrer definitiven Gestaltung näher führen, vollziehen sich aber wichtige Umbildungen an den inneren Organen.

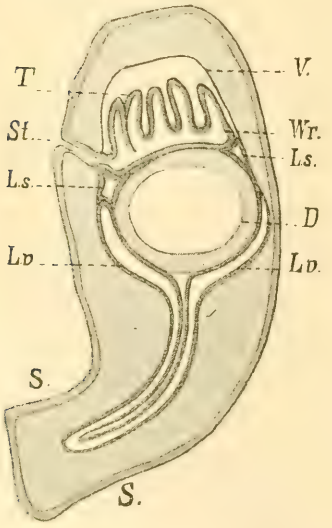


Fig. 219. Längsschnitt einer Antedonlarve (nach einigen Figuren von Perrier).

D Darm, *L. s.* subambulacraler *L. v.* visceraler Theil der Leibeshöhle, *S* Stiel der Larve, *St* Steincanal, *T* Tentakel, *V* Vestibulum, *Wr* Wassergefässring, von dem die Tentakelgefässe und der Steincanal (*St*) ausgehen.

Wie die Antedonlarve mit ihren fünf Wimperringen an die Tonnenform der Holothurienlarve erinnert, so zeigt auch die Bildung des Vestibulums und die Ueberkleidung der Tentakelanlagen durch dessen Boden eine gewisse Uebereinstimmung mit der Bildung des Vorraums, in welchem bei der Holothurienlarve die Tentakel gelegen sind (vgl. pag. 284). Hier wie dort ist es eine Einsenkung des Ectoderms, welche den Vorraum bildet und die äussere Bekleidung der Tentakelgefässe liefert. In beiden Fällen vollzieht sich der Vorgang in der Gegend des Mundes, der allerdings eine differente Lage in Bezug auf die Wimperringe zeigt.

Die inneren Organe verliessen wir auf einer Entwicklungsstufe, auf welcher neben dem sackförmigen Darm die beiden Enterocölien und das Hydrocöl vorhanden waren. Das letztere, welches anfangs ventral vom Darm gelegen ist, rückt mit der Umgestaltung der Larve zur Pentacrinoidform über den Darmsack (Fig. 218 u. 219), wächst in Hufeisenform aus, und seine beiden Schenkel

vereinigen sich schliesslich zu einem Ringe. Zugleich bilden sich nach oben fünf Ausstülpungen, die ersten fünf Tentakelgefässe, welche von der ectodermalen Zellschicht überlagert werden, die den Boden des Vestibulums bildet (Fig. 218 *C* u. 219). Der Fortsatz, welcher schon an der ersten Anlage des Hydrocöls zu erkennen war, hat sich unterdessen bis an die äussere Körperwand verlängert und ist mit ihr verschmolzen (Fig. 219). So wird der Steincanal gebildet (Barrois). Wie bei den übrigen Echinodermen ist also auch bei den Crinoiden, wenigstens in ihrer Jugend, eine Communication des Wassergefässsystems mit der Aussenwelt vorhanden, was durch Perrier festgestellt und durch Barrois bestätigt wurde.

Bekanntlich finden sich bei den ausgebildeten Crinoiden eine grössere Anzahl von Steincanälen, welche in die Leibeshöhle hinabhängen. Schon Ludwig (No. 32) wies nach, dass im Pentacrinoidstadium der Antedonlarve zuerst nur ein Steincanal vorhanden ist; aber er glaubte, dass dieser auch hier vom Wassergefässring ausgehend, frei in der Leibeshöhle endigte, um in ihr das Wasser aufzunehmen, welches durch einen Porus der Körperwand hineingelangt ist. Diese Auffassung entspricht ungefähr derjenigen, wie sie auch entwicklungsgeschichtlich durch Bury vertreten wird. Nach ihm ist jener von Barrois als Steincanal angesprochene Fortsatz der Hydrocöl-anlage vielmehr ein dritter Cölomsack. Dieser erweitert sich und setzt sich durch einen Fortsatz (Parietalcanal) in Verbindung mit der Körperwand, um sich durch den Wassergefässporus nach aussen zu öffnen. Erst secundär verbindet sich dann das Hydrocöl durch einen Steincanal mit diesem Theil der Leibeshöhle. Die Darstellung dieser Verhältnisse deckt sich mit der von Ludwig für Asterina gegebenen, bei welchem Seestern ebenfalls der Steincanal in das Enterocöl mündet und erst durch dieses mit dem Rückenporus verbunden ist (vgl. oben pag. 289). — Nach Perrier entspricht der von Ludwig beschriebene Porus, welcher auf einer der Oralplatten liegt, der äusseren Mündung des Steincanals. Von dem Porus soll sich der Steincanal bei der Präparation leicht ablösen und dann vom Wassergefässring frei in die Leibeshöhle hinabhängen.

In späteren Stadien der Larve bilden sich als Ausstülpungen des Wassergefässrings und des ihn überkleidenden Peritoneums noch mehrere Canäle. Sie wachsen gegen die Leibeswand vor und setzen sich mit ihr in Verbindung. Zur Zeit, da sich die Larve ablöst, sind 5 solcher Canäle vorhanden, die alle mit der Aussenwelt communiciren. Weiterhin soll aber die Bildung der Ausstülpungen und der Kelchporen nicht mehr Hand in Hand gehen, so dass sich die ersteren unabhängig von den letzteren vermehren können und umgekehrt. Dadurch würde dann also ein Verhältniss zu Stande kommen, wie es von Ludwig beschrieben wurde: Kelchporen, die ins Innere führen, und freie, in die Leibeshöhle mündende Anhänge des Wassergefässrings. — Der zuerst entstandene Canal erreicht eine besondere Ausbildung, und nur ihn betrachtet Perrier als dem Steincanal der übrigen Echinodermen homolog, während die später gebildeten secundärer Natur sind.

Complicirt gestalten sich die Leibeshöhlenverhältnisse der Antedonlarve. Anfangs links und rechts vom Darm gelegen, ordnen sich die beiden Cölomsäcke später, wenn die Larve in das Pentacrinoidstadium übergeht über und unter dem Darm an (Fig. 218 u. 219). Als subambulacralen und visceralen Theil bezeichnet Perrier die beiden Abschnitte der Leibeshöhle. Wo beide zusammenstossen, entsteht ein den Körper durchquerendes Mesenterium (Fig. 219 u. 220). Ausserdem werden nach Bury zwei longitudinale Mesenterien dadurch gebildet, dass die beiden Cölomsäcke (auf

dem (Querschnitt) ungefähr hufeisenförmig gestaltet sind und die beiden Schenkel jedes Sackes gegen einander vorwachsen. Sie stossen je in einem längsgerichteten Mesenterium zusammen, von denen das dem oberen Enterocöl angehörige im analen und dasjenige des unteren (visceralen) Enterocöls im vorhergehenden Radius gelegen ist (dem Verlauf des Darmes nach gerechnet). — Indem sich die Cölomsäcke erweitern, legen sie sich dem Darm und Wassergefässring als splanchnisches, dem Mesenchymgewebe der Körperwand als somatisches Blatt an. Die aborale Leibeshöhle sendet, wie schon durch Goette gezeigt wurde, einen Fortsatz in den verschmälerten unteren Theil des Larvenkörpers (Fig. 220). Nach Perrier besteht dieser Fortsatz aus beiden Blättern des Mesoderms (Fig. 219), und es bestätigt sich die Vermuthung Goette's, dass aus diesem hinteren Fortsatz der Leibeshöhle das gekammerte Organ hervorgeht, welches beim ausgebildeten Thier als wichtiger Theil des Blutgefässsystems innerhalb der Centrodorsalplatte gelegen ist. Wir haben weiter unten noch auf diesen Theil der Leibeshöhle und seine Derivate zurückzukommen.

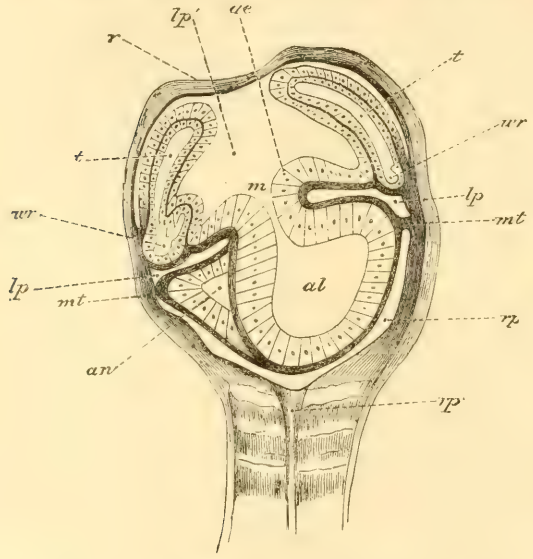


Fig. 220. Längsschnitt durch den Kelch einer Antedonlarve, deren Vestibulum noch geschlossen ist (nach Goette aus Balfour's Handbuch).

ae Einsenkung des vestibularen Epithels zur Bildung des Mundes (*m*), *al* Darmcanal, *an* Gegend des Afters, *lp* subambulacrale Leibeshöhle, *lp'* Vestibulum, *m* Mund, *mt* transversales Mesenterium, *r* Decke des Vestibulums, *rp* visceraler Theil der Leibeshöhle und deren Fortsetzung (*rp'*) in den Stiel der Larve, *t* Tentakel, *wr* Wassergefässring.

Ein völlig klarer Einblick in die offenbar schwer zu verfolgenden Gestaltungsverhältnisse der Leibeshöhle ist aus den Angaben der Autoren (Goette, Perrier, Barrois, Bury) nicht zu gewinnen, da sie nicht übereinstimmen. Die älteren Angaben von Goette, nach denen die Leibeshöhle auch bei der Bildung des Vestibulums betheiligt ist, erscheinen nach der Darstellung, welche Barrois und Bury von diesem Vorgang geben, in anderem Lichte. Danach ist die Auskleidung des Vestibulums nicht mesodermaler, sondern ectodermaler Natur. — Das Eindringen eines Enterocöldivertikels in den Stiel, wie es Goette, Perrier und Bury beobachteten, wird von Barrois in Abrede gestellt. Nach ihm entstehen jene axialen Gebilde vielmehr durch Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen. Dagegen dringt nach Barrois ein Fortsatz der subambulacralen Leibeshöhle axial gegen den Stiel vor. — Dass nach Bury ausser dem rechten und linken noch ein dritter Leibeshöhlenabschnitt zur Anlage kommt, wurde bereits bei Betrachtung des Hydrocöls erwähnt (vgl. pag. 274).

Den Darmcanal der Antedonlarve lernten wir bisher nur als einen allseits geschlossenen Sack kennen. Erst indem sich am Boden des Vestibulums, inmitten des Wassergefässringes eine Einsenkung bildet und mit dem Darm verschmilzt, entsteht der Mund und Oesophagus (Fig. 220 *m*). Der Darm öffnet sich also noch nicht frei nach aussen, sondern in das

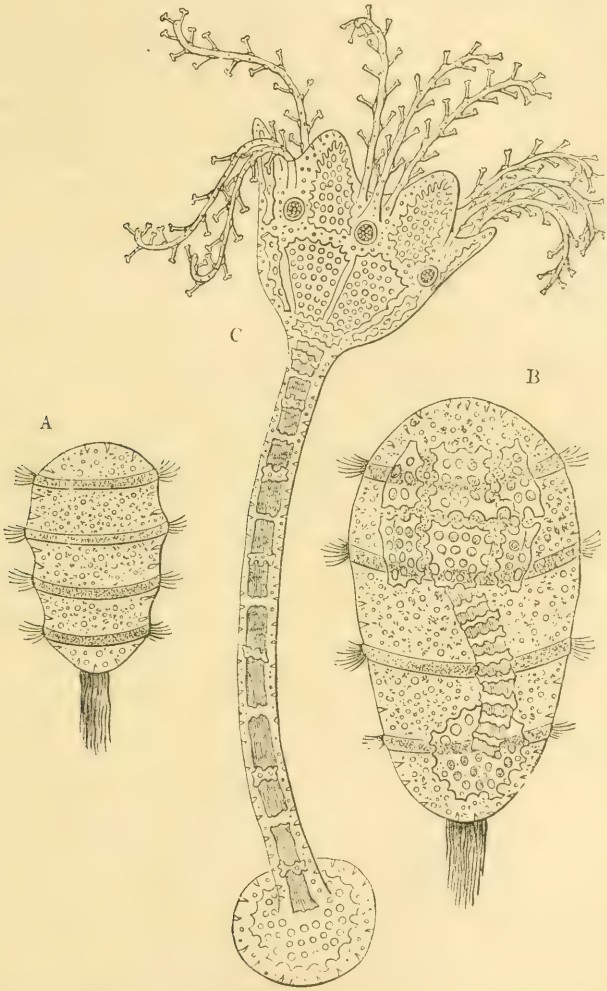


Fig. 221 (u. **222**). Pentacrinoidlarve (*C*) und schwärmende Larven (*A* u. *B*) von Antedon (nach Thomson aus Balfour's Handbuch).

An den Schwärmlarven, die so aufgestellt sind, wie sie sich später festsetzten, fehlt der vorderste von Bury beschriebene Wimperring (vgl. Fig. 217 pag. 294).

Vestibulum. Sein Inneres erscheint um diese Zeit nicht leer, sondern ausgefüllt mit Zellen (Bury) oder mit einer Art von Nährdotter (Barrois). Um den Darm zu bilden, verlängert sich die Entodermmasse nach hinten und windet sich spiralig um den axialen Theil der Leibeshöhle. Im

transversalen Mesenterium rückt sein Ende dann bis etwa in die Höhe des oberen Randes der Basalplatten an die Leibeswand vor (Fig. 220), um hier mit ihr zu verschmelzen und später nach aussen durchzubrechen. Der After kommt in die Nähe des Wassergefässporus zu liegen. Nachträglich wird er an seinen definitiven Lagerungsort an der ventralen Kelchfläche verschoben. Zum Blastoporus, wie bei den übrigen Echinodermen, scheint der After keine directen Beziehungen zu haben.

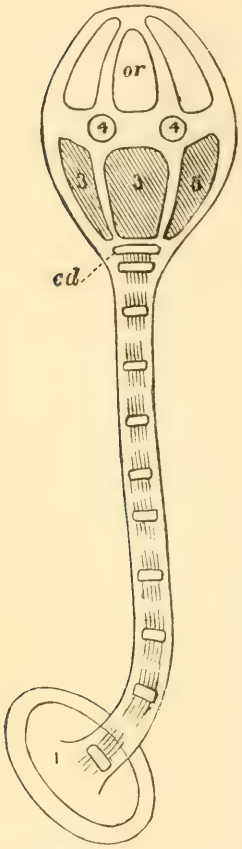


Fig. 223. Schema einer Pentacrinoidlarve von Antedon rosacea (nach Thomson aus Balfour's Handbuch).
cd Centrodorsalplatte, *or* Oralia, *4* Radialia, *3* Basalia, *1* Terminalplatte.

Nach Betrachtung der inneren Entwicklungsvorgänge wenden wir uns wieder der äusseren Form der Larve zu, die sich unterdessen wesentlich verändert hat. Diese Veränderungen sind zum Theil mit durch die Umgestaltung des Hydrocöls bedingt. Von den fünf primären Tentakeln, welche wir bereits als Ausstülpungen des Wassergefässringes kennen lernten, spaltet sich jeder in drei, so dass man jetzt 15 Tentakel erkennt, deren Zahl sich bald auf 25 in fünf radiäre Gruppen geordneter Tentakel vermehrt, indem zu jeder der fünf Gruppen zwei neue Tentakelknospen hinzukommen. Die Tentakel ragen in das Vestibulum (Fig. 219 *T* u. 220 *t*), dessen Decke zwischen den oberen Rändern der Oralia ausgespannt ist. Diese Decke ist anfangs dick, wird aber immer dünner (Fig. 220 *r*), um schliesslich ganz zu schwinden. Das allmähliche Schwinden der Decke ist zum Theil eine Folge des Wachsthums, zum Theil wird es durch histolytische Vorgänge hervorgerufen. Solche sind nach Bury auch an dem übrigen Larvenkörper zu erkennen und bedingen ein Schwinden der histologischen Differenzirung. Wahrscheinlich treten dabei wandernde Mesenchymzellen als Phagocyten auf.

Nach dem Schwinden des Daches am Vestibulum ragen die Tentakel, an welchen später Papillen hervorsprossen, frei nach aussen (Fig. 221 *C*). Der untere Theil der Larve hat sich zum Stiel ausgezogen, und sie sitzt jetzt mit der Terminalplatte auf ihrer Unterlage. Am oberen Theil des Kelches sprossen als fünf Vorsprünge die Anlagen der Arme hervor (Fig. 221 *C*). Ihre Spitze spaltet sich bald in zwei Aeste, entsprechend der definitiven Gabelung der Arme. Je einer der radiären Tentakel, der sich ebenfalls gespalten hat, verbindet sich mit der Armanlage. Von derselben umgeben, wächst er zugleich mit ihr aus und wird zum Ambulacralcanal des Armes. Durch seitliche Sprossung lässt er die Tentakel des Armes aus sich hervorgehen. Der zuerst gebildete Tentakel bleibt immer an der Spitze der Arme liegen; an seiner Basis entstehen die neuen Tentakel in Gruppen von je drei. Die Bildungsweise der Tentakel ist also eine ähnliche, wie wir sie für die Ambulacral-Füsschen der übrigen Echinodermen kennen gelernt haben. — Die Entwicklung der Pinnulae an den Armen vollzieht sich vermöge einer

Gabelung der letzteren, die abwechselnd nach rechts und links stattfindet (W. Carpenter, Perrier). Dadurch erklärt sich die alternirende Stellung der Pinnulae.

Wichtige Veränderungen haben sich am Skelet der Larve vollzogen. Zwischen den Basal- und Oralplatten, mit den letzteren alternirend, sind fünf neue Skeletstücke, die Radialia, aufgetreten (Fig. 223, 4), welche sich später bedeutend vergrössern und zur Stütze der Arme dienen. (Fig. 224 $r_I - r_{III}$) Durch das starke Wachsthum der Radialstücke, zu deren jedem zwei weitere Platten hinzukommen, werden die Oralplatten auf die Mundfläche gedrängt, wo sie schliesslich der Resorption verfallen. Bei anderen Crinoiden (Rhizocrinus z. B.) sollen dagegen die Oralia zeitlebens erhalten bleiben. — Eine weitere Veränderung ist am Grunde des Kelches vor sich gegangen, indem die Centrodorsalplatte allmählich die Basalia und die unteren Radialia überwachsen hat, so dass von

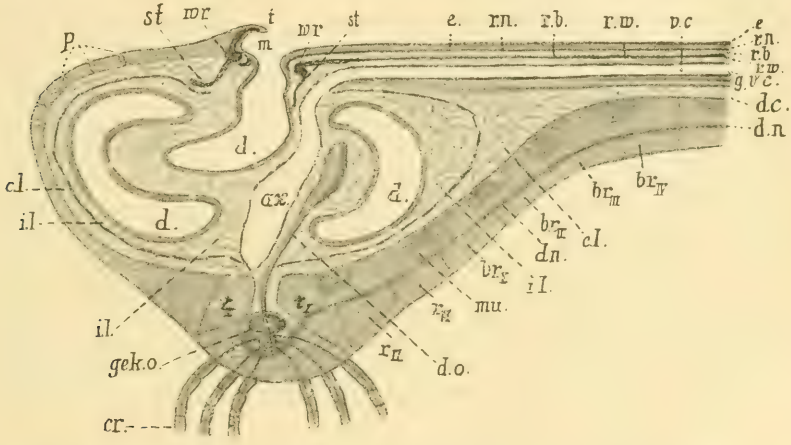


Fig. 224. Verticaler Axialschnitt durch die Scheibe und die Ansatzstelle eines Armes von Antedon rosacea (links ein Interradius, rechts einer der Radien getroffen); (mit kleinen Aenderungen nach H. Ludwig).

ax axiale Leibeshöhle, br_I, br_{II}, br_{III}, br_{IV} Brachialia (Skeletstücke), *c. l.* circumviscerale Leibeshöhle, *cr* Cirren, *d* Darm, *d. c.* dorsaler Canal des Armes, *d. n.* dorsaler Nerv, *d. o.* Dorsalorgan, *e* Epithel der Ambulacralrinne, *g* Genitalcanal, *gek. o.* gekammertes Organ, *i. l.* interviscerale Leibeshöhle, *m* Mundöffnung, *mu* Muskulatur des Armes, *p* Poren des Kelches, r_I, r_{II}, r_{III} Radialia (Skeletstücke), *r. b.* radiäres Blutgefäss, *r. n.* radiärer (ventraler) Nerv, *r. w.* radiäres Wassergefäss, *st* Steincanäle, *t* Tentakel, *v. c.* ventraler Canal des Armes, *wr.* Wassergefässring, davon ausgehend die Steincanäle (*st*).

den Hauptstücken des ursprünglichen Kelches nichts mehr sichtbar bleibt. Die Basalia sind zu einem unpaaren Stück, der sog. Rosette, verschmolzen. Auch der Stiel des Pentacrinoidstadiums wird jetzt zurückgebildet. Dafür entwickeln sich von der Centrodorsalplatte aus (nach Perrier als Ausstülpungen des gekammerten Organs) zuerst fünf, später noch mehr Cirren, mittelst deren sich der junge Haarstern festsetzt (Fig. 224 *cr*).

Es bleiben uns noch einige innere Entwicklungsvorgänge zu betrachten, wobei wir uns allerdings auf die Anlage der Hauptorgansysteme beschränken müssen.

Die Leibeshöhle der jungen Larve sahen wir aus zwei getrennten Räumen, nämlich aus der subambulacralen und visceralen Leibeshöhle bestehen (Fig. 219 u. 220 *L. s.* u. *L. v.*). Diese beiden Räume setzen sich bei der

Bildung der Arme in letztere fort und lassen den ventralen und dorsalen Canal derselben entstehen (Perrier). Die Trennung der Leibeshöhle in die ursprünglichen Räume bleibt aber nicht lange erhalten. Das zwischen der subambulacralen und visceralen Leibeshöhle befindliche Mesenterium schwindet theilweise, und beide fliessen dadurch ineinander. Dagegen tritt als Neubildung eine Membran auf, welche einen mittleren, ungefähr in der senkrechten Axe des Körpers gelegenen Raum gegen den übrigen Körper abgrenzt (Fig. 224 *ax*). Eine ebensolche Abgrenzung bildet sich in der Umgebung des Darmes (Fig. 224 *il*). Sie wird als Eingeweidesack bezeichnet. Der nach aussen von ihr gelegene Theil der Leibeshöhle wird von Ludwig als circumviscerale, der innere dagegen als interviscerale Leibeshöhle angesprochen.[1]) (Fig. 224 *c. l.* u. *i. l.*) Eingeschlossen in die letztere liegt die vorerwähnte axiale Leibeshöhle (*ax*). Nach dem Schwinden der primären Mesenterien und bei der Neubildung dieser Räume fliesst der ventrale Canal der Arme mit der axialen, der dorsale mit der circumvisceralen Höhle zusammen (Fig. 224).

Zwischen dem ventralen und dorsalen Canal verläuft in den Armen der Genitalcanal, der in sich eingeschlossen die Genitalhöhle enthält (Fig. 224 *g*). Auch diese Gebilde nehmen von der Scheibe aus ihren Ursprung. Nach Perrier legt sich der Genitalapparat bereits sehr früh an, bevor noch das Pentacrinoidstadium erreicht ist. Er besteht dann aus einer Verdickung des splanchnischen Blattes der visceralen Leibeshöhle und liegt axial in dem unteren Theil des Kelches. Hier verharrt er vorläufig und verändert sich insofern, als er ein traubiges Aussehen erhält und in ihm ein Hohlraum entsteht. Nach geschehener Bildung der Arme spaltet er sich an der Spitze und schickt je einen Ausläufer in die Arme. — Diese Bildungsweise des Genitalapparats stimmt mit der neueren Darstellung von Hamann (No. 21) überein, nach welcher auch bei anderen Echinodermen ein Centraltheil der Genitalorgane vorhanden ist, von welchem aus Zweige nach den einzelnen Radien abgehen. Die weitere Abgabe von Aesten der Genitalröhre zu den Pinnulae bei den Crinoiden ist dann der Bildung der Genitalschläuche anderer Echinodermen homolog.

Vom Blutgefässsystem hörten wir bereits, dass das im Centrodorsalstück liegende gekammerte Organ, seine Entstehung aus der in den Larvenstiel eindringenden äusseren Enterocöllamelle nimmt (Perrier). Dieselbe spaltet sich in fünf Stränge, welche Höhlungen erhalten und sodann die fünf Kammern des Organs bilden. Jede Kammer giebt durch eine Ausstülpung Anlass zur Bildung eines der fünf primären Cirren. Mit dem gekammerten steht das dorsale Organ in Verbindung (Fig. 224 *d. o.*), in welchem man wie in jenem das Centralorgan des Blutgefässsystems zu sehen geneigt ist (Ludwig).[2]) Nach Perrier setzt es sich aus der vorerwähnten Genitalanlage und einem Gefässplexus zusammen. Letzterer würde ebenfalls aus der inneren Enterocöllamelle der visceralen Leibeshöhle seinen Ursprung nehmen. Ein Zusammenfliessen der Genitalcanäle der Arme im dorsalen Organ wurde auch bereits von W. B. Carpenter u. Ludwig vermuthet. — Von Perrier werden noch eine Anzahl weiterer Gefässcomplexe unterschieden und in ihrer

[1]) Von Hamann (Histologie der Crinoiden, Jena 1889) wird neuerdings das Vorhandensein gesonderter Räume der Leibeshöhle nicht anerkannt. Wir folgten den Angaben von Ludwig und hielten uns in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung an die von Perrier.

[2]) In der neu erschienenen, schon in vorstehender Anmerkung erwähnten Arbeit von Hamann wird die Verbindung des dorsalen mit dem gekammerten Organ in Abrede gestellt und zugleich die wichtige Beziehung des ersteren zum Blutgefässsystem als hinfällig erklärt.

Entstehung beschrieben. Dieselben sollen mit dem Ambulacralsystem in directe Verbindung treten. Indem auch Abschnitte der Leibeshöhle mit den sog. Blutgefässen communiciren, soll die Circulation eine allgemeine werden.

Ueber die Bildung des Nervensystems sind die Ansichten noch nicht genügend geklärt, als dass sich schon hier eine kurze Darstellung dieser Verhältnisse geben liesse. Wenn Perrier Theile des Nervensystems von mesenchymatischen Elementen herleitet, so widerspricht diess den im Allgemeinen herrschenden Anschauungen.

Regeneration und Theilung.

Die Seesterne besitzen im hohen Maasse das Vermögen, verloren gegangene Arme zu ersetzen. Einzelne Arme, welche von der Scheibe abgelöst wurden, werden wieder ergänzt, ja es vermögen abgelöste Arme an sich eine ganz neue Scheibe mit der entsprechenden Anzahl von Armen zu bilden. Indem die anfangs noch wenig umfangreichen neugebildeten Theile an dem grossen Arm anhängen, kommt die sog. Kometenform der Seesterne zu Stande (von Martens, Häckel). Der blosse Ersatz verloren gegangener Theile scheint hier in eine Fortpflanzung durch Theilung überzugehen. Eine solche findet wirklich statt bei denjenigen Formen, deren Scheibe sich spontan mitten durchschnürt und zwei Theilstücke liefert, die sich wieder zu neuen Individuen ergänzen (Kowalevsky, Simroth). Jedes erhält wieder einen neuen Mund und die vollständige Organisation des normalen Thieres. Eine derartige Theilung, wie sie sich z. B. bei Asteracanthion tenuispinus und Ophiactis virens findet, kann man als Schizogonie bezeichnen.

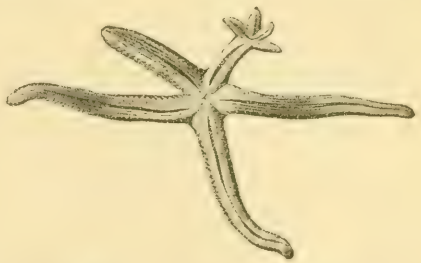


Fig. 225. Linckia multifora (nach P. und F. Sarasin).

Eine interessante Form der Regeneration, welche man kaum mehr so nennen kann, weil sie über diesen Begriff hinausgeht und sich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu nähern scheint, beschreiben P. und F. Sarasin (No. 46). An Armstümpfen von Linckia multifora sahen sie neue Arme in einer Weise hervorsprossen, dass sich dadurch ein neuer Stern zu bilden schien, der noch am Armstumpf des alten festsass (Fig. 225). Als Knospenbildung des Seesterns sprechen P. und F. Sarasin diesen Vorgang an, und es ist nicht zu leugnen, dass er diese Bezeichnung verdient, wenn sich an dem jungen Seestern die Bildung einer Mundöffnung nachweisen lässt.

Allgemeines.

Die Entwicklung der verschiedenen Echinodermenabtheilungen bietet viele gemeinsame Züge, in denen sich eine enge Zusammengehörigkeit der fünf Abtheilungen zu erkennen giebt. Wir sahen, dass die Furchung immer eine totale, ziemlich äquale und ihr Resultat eine bewimperte Blastula ist. Aus ihr geht eine typische Invaginationsgastrula hervor. Von dem eingestülpten Theil lösen sich die Mesenchymzellen ab (Antedon, Astropecten, Synapta). Dass die Mesenchymbildung bei anderen Formen (Echiniden, Ophiuriden) schon vor der Gastrulation sich vollzieht, scheint deshalb keinen bemerkenswerthen Unterschied

zu bilden, weil es bei ihnen die gleiche Stelle ist, nämlich der entodermale Theil der Blastula, von welchem aus die Ablösung der Mesenchymzellen erfolgt, und weil diese in einem anderen Fall (Holothuria) während der beginnenden Gastrulation vor sich geht. Das Mesenchym ist wohl auf gleichen Ursprung mit den Mesodermgebilden zurückzuführen, welche sich als Cölomsäcke vom Urdarm abtrennen. Diese Annahme gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass auch in späteren Stadien der Entwicklung noch eine Ablösung von Zellen aus dem Epithel des Entero-Hydrocöls stattfindet. Enterocöl und Hydrocöl sind die Derivate der beiden Cölomsäcke, welche sich im Zusammenhang vom Gipfel des Urdarms abschnüren. Sie trennen sich sodann in die beiden Enterocölien und das Hydrocöl, welches letztere durch den Rückenporus mit der Aussenwelt in Communication tritt.

Der Blastoporus wird da, wo er erhalten bleibt, zum After. Der Mund entsteht, indem sich der Urdarm mit dem Ectoderm verbindet. Gewisse Differenzen treten in Bezug auf die Bildung von Mund und After insofern auf, als sie durch die Abweichungen in der Lebensweise und die dadurch bedingte Aenderung der Larvenformen verursacht werden. Die Larven sind in den verschiedenen Echinodermengruppen recht verschieden gestaltet, und doch fehlen auch ihnen die gemeinsamen Merkmale nicht. Abgesehen von dem schon erwähnten inneren Bau, bezüglich dessen sie durchaus auf einander zurückzuführen sind, lassen sich, trotz der verschiedenen Körperform, auch die äusseren Merkmale vergleichen, vor Allem die Wimperschnur, die zugleich mit der Gestalt des Larvenkörpers von einer gemeinsamen Grundform der Larven ableitbar ist. Selbst die tonnenförmig gestaltete und insofern von den übrigen Larvenformen der Echinodermen abweichende Larve von Antedon kommt in ihrer Gestaltung wieder zusammen mit der sog. Puppe der Holothurien, die wie jene fünf Wimperreifen besitzt.

Die weitere Entwicklung wird wiederum Differenzen aufweisen müssen, entsprechend der verschiedenartigen Gestaltung der Larven, aber andererseits zeigt sie auch eine gewisse Uebereinstimmung, wie es der vielfach gleichartige Bau der einzelnen Organsysteme verlangt. So ist nicht nur die Anlage, sondern auch die weitere Ausbildung des Wassergefässsystems eine ungefähr in gleicher Weise wiederkehrende. Auch die Ausbildung des Nervensystems zeigt, soweit sie bekannt ist, manches Gemeinsame, und das Gleiche gilt in noch höherem Maasse von der Muskulatur. In auffällig übereinstimmender Weise vollzieht sich die Anlage und Vereinigung von ambulacraler und antiambulacraler Fläche von Seestern und Schlangenstern an der so verschieden von einander gestalteten Brachiolaria- und Pluteuslarve. Bei der Crinoiden- und Holothurienlarve ist eine gewisse Aehnlichkeit in Bezug auf die Bildung der Tentakel am Grunde des aus einer Ectodermeinstülpung hervorgegangenen Vestibulums oder Mundtrichters nicht zu verkennen.

Bezüglich der Entwicklung des Skelets ist es nach dem bisher Bekannten nicht möglich, sichere Beziehungen zwischen den einzelnen Abtheilungen der Echinodermen herauszufinden. Zwar ist auf Lagebeziehungen der entstehenden Platten zu den inneren Theilen hingewiesen worden (H. P. Carpenter, Bury), doch erscheinen diese Verhältnisse noch wenig sicher. Selbst die durch Lovén begründete und durch Carpenter vertretene Auffassung von der Homologie der Platten, zumal derjenigen, welche in den einzelnen Echinodermengruppen den apicalen Pol umlagern, ist nicht als gesichert zu erachten.

Alle Echinodermen besitzen einen radiären Bau, die Larven hingegen sind von bilateral-symmetrischer Gestaltung, sowohl in Bezug auf ihre innere wie äussere Organisation. Wie auf ontogenetischem Wege die radiäre aus der bilateralen Structur hervorgeht, wurde an verschiedenen Beispielen gezeigt, doch thut sich nun die Frage auf, wie die Gestaltung der Echinodermen in phylogenetischer Hinsicht zu erklären ist. Um diese Frage zu lösen, würde es erst eine andere zu beantworten gelten, nämlich die, ob die verschiedenen Echinodermgruppen von einander herzuleiten, und welche dann die höchst stehende, welche die niedrigste sei. In neuester Zeit hat man die Holothurien und speciell die füsschenlosen Holothurien (Synapta) als die am tiefsten stehenden Formen angesprochen und von ihnen Uebergänge zu den Crinoiden auf der einen, zu den Echiniden auf der anderen Seite gesucht, indem man gewisse Holothuriencharactere einerseits bei den (fossilen) Cystideen, andererseits bei den weichschaligen Echinothuriden auffand (P. u. F. Sarasin No. 47). Weitere Uebergänge zu den Asteriden und Ophiuriden sind ebenfalls nachzuweisen. Diese Theorie leitet zwar die Echinodermen auf einfache Formen zurück, aber sie giebt keine Erklärung für die Entstehung der radiären Gestaltung. Auch die füsschenlosen Holothurien sind noch radiär gebaut, und es scheint gar nicht unmöglich, dass die Einfachheit ihres Baues nur eine Rückbildungserscheinung ist. Die Echinodermen sind aber auf bilaterale Formen zurückzuführen, wie wir aus ihrer Ontogenie schliessen dürfen.

Eine andere Theorie ist die, welche die einzelnen Abtheilungen von einander getrennt auf eine gemeinsame, als Pentactaea bezeichnete Stammform zurückführt (Semon No. 55). Dieser Stammform entspricht jenes Stadium der Ontogenie, in welchem die Larve bereits die bilaterale Gestaltung aufgegeben und die radiäre angenommen hat, indem sich der Wassergefässring schloss und fünf Ausstülpungen trieb. Ein solches Pentactulastadium findet Semon in der Ontogenie bei allen fünf Gruppen auf, und er schliesst daraus auf eine derartig gestaltete gemeinsame Stammform. — An dieser Theorie fällt die Schwierigkeit auf, dass die fünf Stämme, wenn sie eine solche getrennte Entwicklung genommen hätten, kaum eine so grosse Uebereinstimmung in ihrer Organisation zeigen würden, als sie thatsächlich besitzen. Uns scheint es richtiger, die Stammformen der Echinodermen unter dem thatsächlich vorliegenden Material zu suchen, welches uns die Paläontologie bietet, wobei allerdings wieder die andere Schwierigkeit hervortritt, dass dieses Material nicht vollständig ist, indem zartere Formen nicht erhalten blieben, und dass es nur die äussere Gestaltung erkennen lässt. —

Jedenfalls werden es gestielte Formen sein, unter denen wir die Vorfahren der Echinodermen zu suchen haben, denn es war jedenfalls der Einfluss der festsitzenden Lebensweise, welcher, wie in anderen Thiergruppen, auch bei den Echinodermen die radiäre Gestaltung hervorrief. Solche Formen, wie die Cystideen, welche zum Theil gestielt, zum Theil aber ungestielt sind, und von denen die einen offenbar eine festsitzende, andere dagegen eine freie Lebensweise führten, scheinen noch am ehesten geeignet, als die Stammformen der Echinodermen zu gelten (vgl. auch Neumayr No. 43). Ihre Gestalt ist rund und noch nicht in die Arme ausgewachsen. Die Platten sind bei manchen von ihnen unregelmässig angeordnet, und es ist dann von einer radiären Anordnung nichts zu bemerken. Dagegen können vom Munde aus bereits fünf radiäre Furchen verlaufen, ähnlich den Ambulacralfurchen auf

der Scheibe eines Crinoiden oder Asteriden. Was aber besonders wichtig scheint, das sind die Beziehungen, welche sich zwischen den Cystideen und den übrigen Echinodermengruppen ergeben. Sie sollen durch Uebergangsformen zu den Crinoiden sowohl, wie auch zu den Asteriden und Echiniden in Beziehung stehen (Neumayr No. 43). Indem aber die Echiniden durch P. und F. Sarasin den Holothurien genähert und indem durch dieselben Autoren zwischen den Cystideen selbst und den Holothurien augenscheinliche Beziehungen aufgedeckt worden sind, lässt sich auch diese letztere Gruppe auf die übrigen Echinodermen zurückführen. Es ist uns wahrscheinlich, dass die Echinodermen durch eine längere festsitzende Lebensweise ihren radiären Bau befestigten und erst später wieder zu freiem Leben zurückkehrten, durch welches sich heute die meisten von ihnen auszeichnen. Unabhängig von diesem Entwicklungsgang scheint sich die Form der Larven ausgebildet zu haben.

Mit der Frage, welcher Art wohl die bilateralen Vorfahren der radiären Stammform gewesen sein mögen, stehen wir vollkommen in der Luft. Die Ontogenie giebt keine Antwort auf diese Frage, weil die Larven einerseits wohl infolge von Anpassungserscheinungen vielfach verändert sind und weil dieselben andererseits keine rechten Beziehungen zu anderen Larvenformen, z. B. zu denjenigen der Würmer erkennen lassen. Mit den Larven der Turbellarien und Nemertinen oder mit der Trochophora möchte man die Echinodermenlarven noch am ehesten vergleichen, aber die andersartige Vertheilung der Bewimperung und das Fehlen der Scheitelplatte erschwert diess. Solche Larven wie die von Antedon, die Holothurienpuppe und die wurmförmige Asteridenlarve (Joh. Müller) erinnern an segmentirte Formen, aber ebensowohl können sie secundär erworbene Entwicklungsstadien darstellen. Zumal für die Antedonlarve ist diess schwer zu entscheiden, da es nicht unmöglich ist, dass in der noch so wenig bekannten Entwicklung der Crinoiden Larven von der typischen Form der Echinodermenlarven auftreten könnten. Die Antedonlarve erscheint bereits modificirt, wie das Schwinden des Blastoporus zeigt. Immerhin ist die Aehnlichkeit mit der Holothurienpuppe eine auffallende, welche letztere ja ein erst secundär auftretendes Entwicklungsstadium repräsentirt.

In Bezug auf die innere Organisation der Echinodermenlarven schliessen sich dieselben durch das Auftreten von Cölomsäcken solchen Formen wie den Anneliden am ehesten an. Wir sind geneigt, die Bildung der Leibeshöhle, wie sie bei den Anneliden stattfindet, mit derjenigen bei den Echinodermen auf einen gleichartigen Ursprung zurückzuführen und demgemäss das Mesoderm der Anneliden und Echinodermen für homologe Bildungen zu halten. Es fehlt sogar nicht an Anzeichen, welche auf Beziehungen der Echinodermen zu gegliederten Formen hinweisen.

Eine innere Gliederung würde dann im Körper zum Ausdruck kommen, wenn sich die von Bury (No. 8) beschriebenen Verhältnisse bestätigen sollten, dass zwei Paare von Enterocölien zur Ausbildung gelangen. Damit würde eine Annäherung an gegliederte Formen gegeben sein. Unwillkürlich aber wird man an das Verhalten der Larven von Balanoglossus erinnert, bei denen nach Bateson eine innere Segmentirung durch die Anlage dreier Paare von Cölomsäcken zum Ausdruck kommt (vgl. Fig. 167 pag. 252). Auch in der äusseren Gestaltung scheint ja die Tornaria des Balanoglossus eine gewisse Uebereinstimmung mit den Echinodermenlarven zu besitzen. Dazu kommt, dass die sog. Wassergefässblase des Balanoglossus eine zweitheilige Anlage zeigen kann. Auch die Wassergefässblase der Echinodermen soll

in bestimmten Fällen (bei den Ophiuriden besonders und zuweilen bei Asteriden) als paariges Gebilde zur Anlage kommen (Metschnikoff). Bestätigt sich diese, bisher nicht für genügend verbürgt gehaltene Angabe, so würde man das für die Echinodermen so wichtige, aber seiner phylogenetischen Entstehung nach recht dunkle Organsystem in seiner Anlage einem embryonalen Excretionsapparat (Urniere) vergleichen können. Diese Auffassung wird gestützt durch die Funde von P. und F. Sarasin (No. 47), welche das gleichzeitig mit dem Steincanal nach aussen mündende drüsige Gebilde, das sog. Herz der Seeigel, für einen durch offene Wimpertrichter frei mit der Leibeshöhle communicirenden Excretionsapparat erklären. Die Sarasin'sche Annahme, dass das Excretionssystem das ursprüngliche und das Wassergefässsystem mit seiner locomotorischen Function erst das von ihm abgeleitete Organ sei, erscheint als eine durch die natürliche Entwicklung der Dinge gebotene.

Litteratur.

1. **Agassiz, A.** *Embryology of the Starfish. 1864. Mem. of the Museum of Comp Zoology at Harvard College. Vol. 5. 1877.*
2. **Agassiz, A.** *On the Embryology of Echinoderms. Mem. of the American Academy of Arts and Sc. Vol. 9. 1867.*
3. **Agassiz, A.** *Revision of the Echini. Illustr. Cat. of the Museum of Comp. Zool. of the Harvard College. 1872—74.*
4. **Agassiz, A.** *On viviparous Echini from the Kerguelen Islands. Proceedings of the American Acad. of Arts and Sc. Vol. 3. 1876.*
5. **Apostolides, Nic. Christ.** *Sur l'anatomie et le développement des Ophiures. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 10. 1881.*
6. **Barrois, J.** *Recherches sur le développement de la Comatule (C. Mediterranea). Recueil Zoologique Suisse. T. 4. 1888.*
7. **Bury, H.** *The early stages in the development of Antedon rosacea. Philos. Trans. of the Royal Soc. of London. Vol. 179. 1888.*
8. **Bury, H.** *Studies in the Embryology of Echinoderms. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 29. 1889.*
9. **Carpenter, P. H.** *On some points in the Anatomy of Larval Comatula. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 24. 1884.*
10. **Carpenter, W. B.** *Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosacea. (Com. mediterran.). Phil. Transactions of the Roy. Soc. London, 1866 u. Proc. of the Roy. Soc., London, Nr. 166, 1876.*
11. **Colton** *and* **Garman,** *Some notes of the development of Arbacia punctulata. Stud. of the biological Lab. of the John Hopkins Univ. (Baltimore). Vol. 2. 1882.*
12. **Fewkes, J. W.** *On the Development of the Pluteus of Arbacia. Mem. of the Peabody Acad. of Sc. Vol. 1, Nr. 6. Salem. 1881.*
13. **Fewkes, J. W.** *Preliminary observations on the Development of Ophiopholis and Echinarachnius. Bull. of the Museum of Comp. Zool. of Harvard College. Vol. 12. Nr. 4. 1886.*
14. **Fewkes, J. W.** *On the Development of the calcareus plates of Amphiura. Ebenda. Vol. 13. Nr. 4. 1887.*
15. **Fleischmann, A.** *Die Entwicklung des Eies von Echinocardium cordatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.*
16. **Goette, A.** *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anat. 12. Bd. 1876.*
17. **Goette, A.** *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Zool. Anzeiger. 3. Bd. 1880.*
18. **Greeff, R.** *Ueber die Entwicklung des Asteracanthion rubens vom Ei bis zur Bipinnaria und Brachiolaria. Sitzungsberichte der Marburger Naturf. Gesellsch. 1876.*
19. **Greeff, R.** *Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Ebenda. 1879.*
20. **Häckel, E.** *Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*
21. **Hamann, O.** *Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46. Bd. 1887.*
22. **Hatschek, B.** *Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. aus dem Zool. Inst. der Univ. Wien. 3. Bd. 1880.*

23. **Hensen, V.** *Ueber eine Brachiolaria des Kieler Hafens. Arch. f. Naturgeschichte. 1863. p. 242—46 u. 363—64.*
24. **Koren** *und* **Danielssen.** *Observations sur la Bipinnaria asterigera. Annales des sc. nat. Sér. III. T. 7. 1847.*
25. **Koren** *und* **Danielssen.** *Fauna littoralis Norvegiae. Bergen. 1857.*
26. **Korschelt, E.** *Zur Bildung des mittleren Keimblattes bei den Echinodermen etc. Zool. Jahrb. 4. Bd. 1889.*
27. **Kowalevsky, Alex.** *Sitz.-Ber. der 3. Vers. russ. Naturforscher in Kiew. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*
28. **Kowalevsky, Alex.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. 11. 1867.*
29. **Krohn, A.** *Ueber die Entwicklung einer lebendig gebärenden Ophiura. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851.*
30. **Ludwig, H.** *Beiträge zur Anatomie der Crinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.*
31. **Ludwig, H.** *Beiträge zur Anatomie der Asteriden. 30. Bd. 1878.*
32. **Ludwig, H.** *Ueber den primären Steincanal der Crinoiden, nebst vergl. anat. Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Ebenda. 34. Bd. 1880.*
33. **Ludwig, H.** *Ueber eine lebendig gebärende Synaptide und zwei andere neue Holothurienarten der brasilianischen Küste. Arch. de Biologie. T. 2. 1881.*
34. **Ludwig, H.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiurenskelets. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1881.*
35. **Ludwig, H.** *Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa. Ebenda. 37. Bd. 1882.*
36. **Martens, E. v.** *Ueber ostasiatische Echinodermen. Arch. f. Naturgesch. 32. Bd. 1866.*
37. **Metschnikoff, E.** *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen u. Nemertinen. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. T. 14. 1869.*
38. **Metschnikoff, E.** *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*
39. **Metschnikoff, E.** *Embryologische Mittheilungen über Echinodermen. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.*
40. **Metschnikoff, E.** *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. aus dem Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*
41. **Metschnikoff, E.** *Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Bildung der Wanderzellen bei Asteriden und Echiniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.*
42. **Müller, Joh.** *Abhandlungen über die Larven und Metamorphose der Echinodermen. Abhandl. der Kgl. Akademie der Wiss. zu Berlin. 1848, 1849, 1850, 1852, 1853, 1855.*
43. **Neumayr, M.** *Die Stämme des Thierreiches. Wien und Prag. 1889.*
44. **Perrier, M. E.** *Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée. (Antedon ros.). Paris. 1886.*
45. **Prouho, H.** *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Echinides de la Méditerranée. Arch. d. Zool. exp. et gén. II. sér. 5. T. 1887.*
46. **Sarasin, P. u. F.** *Knospenbildung bei Linckia multifora Lam. Ergebn. naturw. Forsch. auf Ceylon in den Jahren 1884—86. 1. Bd. Wiesbaden. 1888.*
47. **Sarasin, P. u. F.** *Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. Ebenda.*
48. **Sars, M.** *Beskrivelser og Iagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr etc. Bergen. 1835.*
49. **Sars, M.** *Fauna littoralis Norvegiae. Christiania. 1846.*
50. **Sars, M.** *Ueber die Entwicklung der Seesterne. Arch. f. Naturgesch. 1844.*
51. **Schultze, Max.** *Ueber die Entwicklung von Ophiolepis squamata. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.*
52. **Selenka, E.** *Zur Entwicklung der Holothurien. Ein Beitrag zur Keimblättertheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*
53. **Selenka, E.** *Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Ebenda. 33. Bd. 1880.*
54. **Selenka, E.** *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere. 2. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden. 1883.*
55. **Semon, R.** *Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.*
56. **Simroth, H.** *Schizogonie der Ophiactis virens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.*
57. **Thomson, C. Wyville.** *On the embryology of the Echinodermata. Nat. History Review. 1863 u. 64.*
58. **Thomson, C. Wyville.** *On the embryogeny of Antedon rosae. Phil. Transactions of the Roy. Soc. London. Vol. 155. 1865.*

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

XV. Capitel.

CRUSTACEEN.

Systematik: A. Entomostraca.

- a. **Phyllopoda**
  - I. Branchiopoda (Apus, Branchipus, Estheria).
  - II. Cladocera.
- b. **Ostracoda.**
- c. **Cirripedia.**
- d. **Copepoda**
  - I. Eucopepoda
    - 1. Gnathostomata.
    - 2. Parasita.
  - II. Branchiura (Argulus).

B. Malacostraca.

- a. **Leptostraca** (Nebalia).
- b. **Thoracostraca** (Podophthalmata)
  - I. Schizopoda (Euphausia, Mysis).
  - II. Decapoda
    - 1. Macrura.
    - 2. Anomura.
    - 3. Brachyura.
  - III. Stomatopoda.
  - IV. Cumacea.
- c. **Arthrostraca** (Edriophthalmata)
  - I. Anisopoda (Tanais, Apseudes).
  - II. Isopoda.
  - III. Amphipoda.

I. Embryonalentwicklung.

1. Eiablage, Brutpflege.

Die Eier der Crustaceen weisen meist vollständige Kugelform auf; nur in einzelnen Fällen sind sie etwas mehr ellipsoidisch gestaltet (Oniscus, Gammarus, Ligia, Palaemon, Atyephyra, Crangon etc.). In jenen Fällen, wo die Eier in einem Brutraum eine gedrängte Lagerung einnehmen (z. B. bei den Arthrostraken), kann die Gestalt der Eier in den ersten Stadien durch den gegenseitigen Druck wohl auch eine etwas unregelmässigere werden.

Es wurde bei verschiedenen Crustaceen beobachtet, dass der Ablage der Eier eine Häutung des Mutterthieres vorhergeht, z. B. bei einigen Cladoceren vor Ablage der Sommereier (Jurine, Grobben), bei Gammarus (Della Valle), bei Atyephyra (Ischikawa).

Sehr mannigfaltig sind die Einrichtungen zum Schutze der Eier. Nur selten werden nämlich die Eier einzeln (Cypris, ferner Cetochilus, Dias, Centropages unter den Copepoden), oder in Streifen (Argulus) sowie zu Klumpen vereinigt (Stomatopoden) abgelegt. Die Wintereier der Cladoceren werden entweder bloss von den eigentlichen Eihüllen oder ausserdem von einer cuticularen, sattelförmigen Bildung, dem sog. Ephippium (cuticulare Verdickung der Rückenhaut des Mutterindividuums), umschlossen abgesetzt. Die Sommereier dagegen entwickeln sich hier in einem von der Schale der Mutter umhüllten Brutraum; in einem ähnlichen Matricalraum durchlaufen die Eier der Notodelphyiden (Copepoden) ihre Entwicklung. Bei den Branchiopoden finden sich mannigfache Einrichtungen zum Schutze der Eier, welche bis zur Erreichung eines gewissen Stadiums von der Mutter umhergetragen werden. So finden wir bei Apus aus klappenförmigen Anhängen des 11. Beinpaares gebildete Eierbehälter, bei Branchipus einen taschenförmigen Brutraum im Abdomen, während bei Estheria die Eier zwischen den Schalen der Mutter an fadenförmigen Anhängen getragen werden. Erst nach vollendeter Blastodermbildung und Entwicklung der äusseren Keimschale werden die Eier in den Schlamm abgelegt. Während bei den Ostracoden die Eier im Allgemeinen einzeln abgelegt werden (Cypriden), werden sie bei den Cypridinen im Schalenraume der Mutter bis zum Ausschlüpfen der Jungen aufbewahrt; ähnlich verhält sich die Sache bei den Leptostraken (Nebalia) und den Cirripedien. Bei letzteren sammeln sich die Eier in lamellösen Schläuchen (Lepaden) oder verästelten Eiersäcken (Rhizocephalen) an. Bei den Copepoden werden die Eier mit Ausnahme der erwähnten Fälle (Cetochilus, Notodelphyiden) in Eiersäcken getragen, welche aus dem Secret einer eigenen Kittdrüse gebildet werden und am Genitalsegment befestigt sind. Bei den Arthrostraken, Cumaceen und Mysideen liegen die Eier in einem an der Ventralseite des Thorax befindlichen Brutraum, welcher durch lamellöse Anhänge des Coxalgliedes der entsprechenden Thoraxbeine nach Aussen abgeschlossen wird. Bei den Decapoden hingegen werden die Eier meist mittelst des Secretes besonderer Kittdrüsen an die Extremitäten der Abdominalsegmente (Pleopoden) angeheftet.

2. Furchung und Blastodermbildung.

Das Ei der Crustaceen zeichnet sich im Allgemeinen durch seinen beträchtlichen Gehalt an Nahrungsdotter aus. Letzterer besteht aus rundlichen Kügelchen und dazwischen gelegenen Fetttröpfchen. In den meisten Fällen zeigt sich der Nahrungsdotter gleichmässig im Ei vertheilt; doch dürften im Allgemeinen die Dotterkügelchen an der Oberfläche des Eies ein geringeres Volumen besitzen. Nur in einzelnen Fällen kommt es hier bei Eiern mit geringerem Nahrungsdottergehalt zur Ausbildung einer oberflächlichen Schicht von Protoplasma (Bildungsdotter), z. B. bei den Eiern vieler Cladoceren und Cetochilus. In den meisten Fällen dagegen ist der Bildungsdotter zum Theil gleichmässig zwischen den Nahrungsdotterpartikelchen vertheilt, zum Theil in der Nähe des ersten Furchungskernes angehäuft. Nur in seltenen Fällen, wie bei Moina, lässt sich an der ungleichmässigen Vertheilung des Nahrungsdotters die polare Differenzirung des Eies erkennen, indem der vegetativen Eihälfte eine grössere Dotteransammlung zukommt. Hier findet sich auch der erste Furchungskern (wie auch bei Cetochilus) nicht völlig im Centrum des Eies, sondern excentrisch, etwas näher dem animalen Pole. Der erste Furchungskern liegt sammt einer ihn um-

gebenden Plasmaansammlung meist im Inneren des Eies, in der Nähe des Mittelpunktes desselben; auch bei jenen Formen, denen eine discoidale Furchung zukommt (z. B. bei Mysis), weist er anfangs eine ähnliche Lagerung im Inneren auf.

Das Ei der Crustaceen ist meist nach Ausstossung der Richtungskörperchen und erfolgter Befruchtung zunächst nur von einer homogenen, cuticularen Hülle umgeben, welche wahrscheinlich von dem Eie selbst abgeschieden wird und demnach als Dotterhaut bezeichnet werden muss.

Es ist noch nicht allgemein anerkannt, dass die Deutung dieser Membran als Dotterhaut die richtige ist. Die Bildung derselben geht entweder in den unteren Abschnitten des Eileiters, oder erst nach erfolgter Eiablage (und der gleichzeitig eintretenden Befruchtung) vor sich. Schon Claus hat dieselbe vom Ei aus als Abscheidung oder Erhärtung der Randschicht des Dotters entstehen lassen und dieselbe demnach als Dottermembran in Anspruch genommen, während E. van Beneden (No. 1) ihre Entstehung von den Zellen des Follikels oder des Eileiterepithels (in jenen Fällen, in denen kein Follikel zur Ausbildung kommt) für wahrscheinlich hielt und demnach diese Membran als Chorion bezeichnete. Letztere Bezeichnung wurde von vielen neueren Autoren festgehalten. H. Blanc (No. 35) hat für diese Auffassung angeführt, dass bei Cuma die fragliche Membran den Follikelzellen inniger adhärirt, als der Eioberfläche. Für die Deutung dieser Membran als Dotterhäutchen, der sich auch Ludwig anschloss, sprechen vor Allem die Beobachtungen von Claus, welcher an Chondracanthus gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Membran eine Verkleinerung des Eivolumens durch Messung nachweisen konnte und die Beobachtungen Grobben's an Cetochilus (No. 21), bei welcher Form diese Membran erst nach der Eiablage unter Auftreten einer ähnlichen Contraction des Eies gebildet wird. Diese Beobachtungen stehen in Uebereinstimmung mit denen Weismanns, welcher für verschiedene Cladoceren den Uebertritt des nackten Eies in den Brutraum und die erst später erfolgende Bildung der Dotterhaut beobachtete. Neuerdings hat Della Valle (No. 76) für Gammarus nachgewiesen, dass auch hier die Eier ohne Hülle in den Brutraum entleert werden und erst nach erfolgter Befruchtung die Dotterhaut ausscheiden.

Vielfach kommen zu dieser Hülle noch äussere secundäre Eihüllen hinzu, welche als Secrete besonderer Drüsen gebildet werden. Hieher sind zu rechnen die äussere harte Schale der Dauereier der Phyllopoden (pag. 313, Fig. 227 *d*), die Eiersäckchen der Copepoden und Cirripedien und die gestielte, das Ei nicht immer vollständig umschliessende Anheftungsmembran der Decapoden.

Die Furchung der Crustaceen weist bei den einzelnen Formen vielfache Verschiedenheiten auf. Die mannigfaltigen Furchungstypen sind hiebei nicht auf die einzelnen Unterabtheilungen der Crustaceengruppe regelmässig vertheilt, sondern es zeigen sich oft verschiedene Furchungsarten bei nächstverwandten Formen. Ein Beispiel hiefür liefert die Gattung Gammarus, innerhalb welcher die einzelnen Species hinsichtlich der Furchung gewisse Unterschiede aufweisen, welche allerdings nach den Mittheilungen von Della Valle (No. 76) nicht so bedeutend sind, als man nach den älteren Beobachtungen von La Valette St. George (No. 77), sowie Van Beneden (No. 1) und Bessels (No. 2) anzunehmen berechtigt war. Aehnliche Beispiele liessen sich aus der Gruppe der

parasitischen Copepoden und der Cladoceren anführen. In letzterer Gruppe zeigt sich besonders deutlich, wie die Menge des vorhandenen Nahrungsdotters und die Möglichkeit einer anderweitigen Versorgung des Eies mit Nährmaterial von Einfluss auf den Furchungstypus ist. Bei manchen Formen weist hier das nahrungsdotterreiche Winterei einen anderen Furchungstypus auf, als das dotterarme Sommerei, welchem während der ganzen Dauer seiner Embryonalentwicklung von Seiten der Mutter flüssige Nahrungssubstanzen durch den eiweissführenden Inhalt des Brutraums zugeführt werden (Weismann, Claus). Wir können bei den Crustaceen im Allgemeinen vier Furchungstypen[1]) unterscheiden:

I. Typus. Eier mit reiner totaler und äqualer Furchung. Dieser Furchungstypus steht unter den Crustaceen ganz vereinzelt da. Er findet sich aber an dem sehr dotterarmen Eie von Lucifer (Brooks Nr. 43, Fig. 226). Hier bildet sich nach einer äusserst regelmässig ablaufenden Furchung eine aus wenigen Zellen bestehende Coeloblastula (Fig. 226 *B*) mit geräumiger, centraler Furchungshöhle, aus welchem Stadium eine ungemein ursprüngliche Invaginationsgastrula (Fig. 226 C)

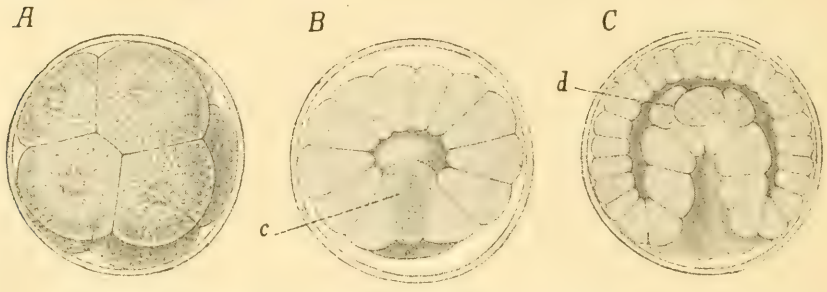


Fig. 226. Drei Entwicklungsstadien des Eies von Lucifer (nach Brooks). *A* achtzelliges Furchungsstadium, *B* Blastulastadium mit centraler Furchungshöhle, *C* Gastrulastadium, *d* dotterhaltige Theilstücke von der Zelle *c* stammend.

hervorgeht. Alle Zellen erscheinen anfangs gleich gestaltet und in gleicher Weise mit Dotterkörnchen versehen. Zu Beginn des Invaginationsprocesses jedoch zeichnet sich eine am vegetativen Pol gelegene Zelle (Fig. 226 *B c*) durch ihren grösseren Dotterreichthum aus. Durch Theilung trennen sich von derselben zunächst zwei, dann vier Theilstücke ab, (Fig. 226 *C d*), welche, aus dem Verband des Entoderms rückend, im Inneren der primären Leibeshöhle am Gipfel der Urdarmeinstülpung gelegen sind. Die Bedeutung dieser Theilstücke ist noch unklar (vgl. unten pag. 330).

II. Typus. Eier mit anfänglich totaler, in späteren Stadien superficieller Furchung. Dieser Typus ist unter den Crustaceen vielfach verbreitet. Die Furchung beginnt hier mit einem totalen und in den meisten Fällen auch äqualen Zerklüftungsprocess (vgl. Fig. 227 *B* u. *C*). Das Ei zerfällt zunächst in 2, 4, 8, 16 gleich grosse Furchungskugeln, welche in ganz gleichmässiger Weise mit Dotterkügelchen erfüllt sind. Im Inneren dieser Furchungskugeln liegt ein Zellkern, der von einer

[1]) Es muss erwähnt werden, dass J. Nusbaum (No. 39) für die Crustaceen in ähnlicher Weise wie wir vier Furchungstypen unterscheidet. Doch stimmen die von ihm aufgestellten Typen I und II mit unseren nicht überein.

sternförmigen, zahlreiche Ausläufer entsendenden Protoplasmamasse umgeben ist. Je weiter die Furchung fortschreitet, um so mehr nähern sich diese einzelnen Furchungskerne der Oberfläche des Eies. In Folge dessen verlieren dieselben die Fähigkeit, die nach dem Inneren sich erstreckenden Theile der prismatischen Furchungszellen zu beherrschen. Es resultirt hieraus ein Stadium, an welchem wir an der Oberfläche durch Furchen getrennte Zellregionen erkennen, während im Inneren des Eies die Zellantheile untereinander verschmolzen sind (Fig. 227 *D*). Die Furchung ist eine superficielle geworden. Gleichzeitig vollzieht sich eine immer schärfere Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter. Die

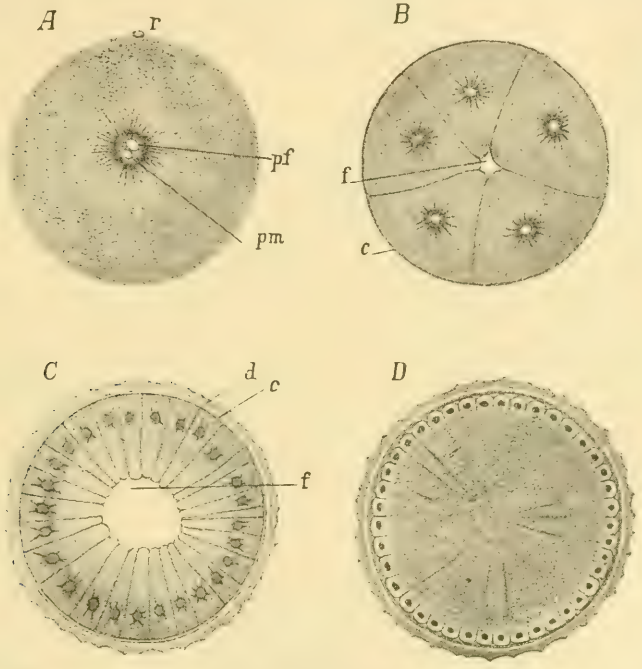


Fig. 227. Furchung von Branchipus (nach A. Brauer).
A Befruchtung, *B* und *C* jüngere Stadien mit totaler Furchung, *D* älteres Stadium mit superficieller Furchung, *c* Dotterhäutchen, *d* secundäre Eischale, *f* Furchungshöhle, *pf* weiblicher Pronucleus, *pm* männlicher Pronucleus, *r* Richtungskörperchen.

Zellen an der Oberfläche enthalten schliesslich bloss mehr Bildungsdotter und grenzen sich durch eine deutliche Linie gegen den Nahrungsdotter ab. Wir erhalten so zum Schlusse ein Blastulastadium (Fig. 228 *D*), welches aus einer an der Oberfläche gelegenen, gleichmässigen Zellenlage und einer inneren (nun anscheinend die Furchungshöhle erfüllenden[1]) Dotter-

[1]) Streng genommen liegt der Nahrungsdotter nicht in der Furchungshöhle, sondern nimmt einen beträchtlich grösseren Raum ein, als die ursprüngliche Furchungshöhle besass. Wir müssten daher eigentlich an dem Nahrungsdotter zwei Parthien unterscheiden: eine centrale, welche den Raum der ursprünglichen Furchungshöhle erfüllt, und eine periphere, welche den verschmolzenen proximalen Theilen der Blastomeren entspricht. Nur die distalen Hälften der Blastomeren sind in die Bildung des Blastoderms eingegangen.

masse besteht. An letzterer kann man meist keine deutliche Abgrenzung des den einzelnen Blastodermzellen zugehörigen Antheils mehr erkennen. Doch finden sich Andeutungen dieser Abgrenzung erhalten durch radiäre Furchen, die sich besonders deutlich bei dem dem folgenden Furchungstypus zugehörigen Ei von Astacus (Fig. 232, pag. 318) vorfinden, wo die centrale Dottermasse in die sog. primären oder Rathke'schen Dotterpyramiden (später von Lereboullet (No. 58) und Bobretzky (No. 41) beobachtet) und einen rundlichen Centralkörper (Reichenbach No. 64, 65) zerfällt. Die Dotterpyramiden stellen hier die Dotterantheile der einzelnen Blastomeren dar, während der Centralkörper ungefurchte Dottermasse repräsentirt, welche die eigentliche Furchungshöhle erfüllt. Aehnliche Dotterpyramiden wurden von Bobretzky bei Palaemon beobachtet, wo sie jedoch im Centrum des Eies untereinander verschmolzen erscheinen. In gleicher Weise verhalten sich Alpheus, Palaemonetes und Hippa (nach Herrick).

Es wurde beobachtet, dass in einzelnen Fällen nicht sämmtliche Furchungskerne an die Oberfläche rücken, um das Blastoderm zu bilden, sondern dass einzelne in der centralen Dottermasse zurückbleiben können (Atyephyra Ischikawa; Crangon Kingsley No. 53). Die Bedeutung dieser Zellen ist noch nicht ganz klar. Kingsley glaubt, dass wir es mit Nachzüglern zu thun haben, welche sich beim Process der Blastodermbildung verspätet haben. Möglicherweise sind sie jedoch als frühzeitig auftretende Vitellophagen (vgl. unten pag. 336) zu betrachten.

Eine sehr ursprüngliche Furchungsart, welche diesem oben beschriebenen Typus einzureihen ist, finden wir nach den noch nicht veröffentlichten Beobachtungen von A. Brauer bei Branchipus (Fig. 227). Diese Form zeichnet sich dadurch aus, dass der totale Furchungstypus lange Zeit verfolgt wird und erst in späten Stadien dem superficiellen den Platz einräumt[1]), und dass es zum frühzeitigen Auftreten eines sich allmählich vergrössernden Blastocoels (*f*) kommt. Letzteres ist bei Crustaceeneiern des vorliegenden Furchungstypus in der Regel nicht zu beobachten. Die prismatischen oder pyramidalen Blastomeren stossen meist im Centrum aneinander.

Bei genauerem Studium dotterreicher Crustaceeneier, welche diesem Furchungstypus zugehören, kann man bemerken, dass die Blastomeren oft schon in den ersten Stadien kaum mehr im Stande sind, die ihnen zukommende Nahrungsdottermasse beisammen zu halten und ein Zusammenfliessen mit benachbarten Blastomeren zu vermeiden. In einzelnen Fällen kann man ein förmliches Ringen der Blastomeren nach dieser Dotterbeherrschung constatiren. So fand Ischikawa (No. 51) für Atyephyra, dass nach der Zweitheilung die beiden Blastomeren wieder vollständig zu einer einzigen ellipsoidischen Masse zusammenfliessen. Ebenso wird die Viertheilung durch eine Sonderung der vier Blastomeren eingeleitet, welche jedoch bald ihre Selbstständigkeit aufgeben, um mit einander völlig zu verschmelzen. Erst in späteren Stadien bleiben die Blastomeren selbstständig. In das Bereich dieser Störungen scheint auch der eigenthümliche Furchungstypus zu fallen, welchen Paul Mayer (No. 59) bei Eupagurus Prideauxii beobachtet hat (Fig. 228). Hier theilt sich zunächst der erste Furchungskern in zwei, vier und acht

[1]) Nach neueren, inzwischen fortgeführten Untersuchungen von Dr. Brauer scheinen sich die Verhältnisse bei Branchipus insoferne etwas anders zu gestalten, als das letzte, als superficielle Furchung gedeutete Stadium (Fig. 227 *D*) bereits in das Stadium der Keimblätterbildung getreten ist und die Furchungshöhle durch das Einwandern von Entodermzellen erfüllt wird.

Kerne, ohne dass es zu einer Trennung der einzelnen Blastomeren kommt; erst dann tritt eine anfangs totale Durchfurchung des Eies auf. Vom 16-zelligen Stadium an folgt das Ei dann schon dem superficiellen Typus.

Ausser den angeführten Formen (Branchipus, Atyephyra, Eupagurus) gehören noch folgende Crustaceeneier diesem Furchungstypus zu: 1) die Sommereier mancher Cladoceren (Polyphemus und Bythotrephes nach Weismann und Ischikawa (No. 6), letztere Form mit Blastocoel). 2) Die Eier der Ostracoden (Cypris reptans nach Weismann und Ischikawa No. 6). 3) Die Eier der freilebenden Copepoden (nach Claus No. 18, 19; Hoek No. 22, Cetochilus nach Grobben No. 21, Cetochilus und Harpacticus nach Van Beneden und Bessels No. 2). 4) Chondracanthus unter den parasitischen Copepoden (nach Van Beneden und Bessels). 5) Die meisten Amphipoden (nach den Beobachtungen von Uljanin (No. 75), Pereyaslawzewa und Rossijskaya (No. 70 bis 73). Für die einzelnen Gammarusarten glaubte man nach den Beobachtungen von La Valette St. George (No. 77), Van Beneden und Bessels (No. 1 u. 2) eine beträchtliche Differenz der Furchungsart erkennen zu können, indem Gammarus locusta sich nach dem vorliegenden Typus furchen sollte, während die Süsswasserarten (G. pulex und fluviatilis) unserem dritten Typus angehören sollten. Doch hat Della Valle (No. 76) in Bestätigung älterer Beobachtungen Leydig's nachgewiesen, dass auch bei letzteren die Furchung in den ersten Stadien eine totale ist, so dass wir sämmtliche Gammarusarten dem in Rede stehenden Furchungstypus zurechnen müssen. 6) Vielleicht sind noch mehrere Decapoden hieherzurechnen, so ausser Eupagurus und Atyephyra möglicherweise auch Palaemon (nach Bobretzky No. 41) und Palaemonetes (nach W. Faxon No. 46).

Fig. 228. Vier Furchungsstadien von Eupagurus Prideauxii (nach P. Mayer, aus Balfour's Handbuch).
bl das fertig ausgebildete Blastoderm.

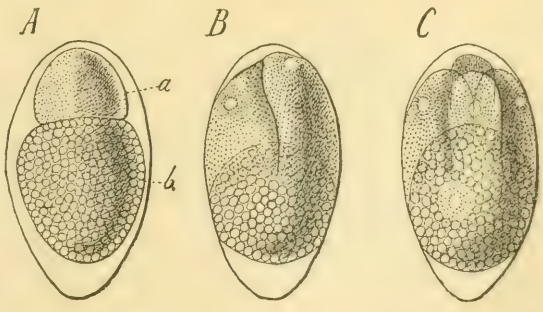


Fig. 229. Drei aufeinander folgende Furchungsstadien von Balanus (nach Lang).
A Stadium der Zweitheilung, *B* die obere Zelle *a* hat sich in zwei getheilt, *C* dieselbe hat sich in vier Zellen getheilt.

Diesem Furchungstypus schliessen sich vielleicht auch die Cirripedien an, deren erste Entwicklungsstadien ziemlich eigenartig abzulaufen scheinen. Bei Balanus (Lang No. 28, Hoek No. 27, Nassonow No. 13 u. 29, Nussbaum No. 30, 31) scheint die Furchung anfangs eine totale, aber etwas inäquale zu sein (Fig. 229), so dass wir den seltenen Fall einer inäqualen Furchung bei Crustaceen vorliegen hätten. Das längliche Ei weist einen abgerundeten und einen spitzen Pol auf. Durch die erste Furche, welche quer oder etwas schräg verläuft, zerfällt das Ei in zwei ungleiche Furchungskugeln, von denen die vordere, ausschliesslich aus Bildungsdotter bestehende (*a*) das spätere Ectoderm liefert, während die dem spitzen Pol genäherte, nahrungsdotterreiche Kugel (*b*) die Elemente des Mesoderms und Entoderms erzeugt. Zunächst theilt sich nun die Ectodermkugel und liefert eine kappenförmige Zellansammlung (Fig. 229 *B*, *C*), welche allmählich die nahrungsdotterreiche Kugel umwächst (pag. 329 Fig. 236 *A*). Dieses Umwachsen wurde als epibolische Gastrulation gedeutet (Lang). Es muss aber noch fraglich sein, ob wir mit dieser Deutung das Richtige treffen. Nach Abbildungen Nassonow's (No. 13) scheint es, dass zum Schluss der Blastodermbildung auch aus der centralen Nahrungsdotterkugel die zelligen Elemente ausgeschieden werden und sich mehr oberflächlich in der Umgebung des von der Umwachsung zuletzt betroffenen Punktes (Blastoporus Lang, Nassonow) anhäufen. Wir hätten dann vielleicht doch nur einen modificirten Vorgang, welcher auf eine anfangs totale, später superficielle Furchung zurückzuführen wäre. Das Gastrulastadium wäre erst später bei dem Auftreten einer kleinen Einsenkung der Oberfläche (pag. 329 Fig. 236 *B*, *bl*) an dem erwähnten Punkte und einer gleichzeitigen Einwanderung der Entodermzellen (*en*) in die Nahrungsdottermasse zu suchen. Diese Art der Blastodermbildung würde sich jenen Fällen von superficieller Furchung anschliessen, bei der das Blastoderm ursprünglich nur als Scheibe auftritt. Es würde sich von dieser aber dadurch unterscheiden, dass der Punkt, an welchem diese Scheibe auftritt, hier dem späteren Blastoporus gegenüberliegt, während er in den übrigen Fällen mit demselben zusammenfällt. (Vgl. pag. 319.)

Etwas anders verläuft die Furchung bei Sacculina (Van Beneden No. 25, Kossmann). Hier vollzieht sich die Trennung des Bildungsdotter- und Nahrungsdotterantheils erst im 4zelligen Stadium, welches durch totale und regelmässige Furchung erreicht wurde. Wir haben dann vier aus Bildungsdotter bestehende Micromeren und vier nahrungsdotterreiche Macromeren. Während die Micromeren durch Theilung sich vermehren und als Blastodermschicht die Oberfläche des Eies umwachsen, tritt eine Fusion der Macromeren zu einer einheitlichen centralen Nahrungsdottermasse ein. Die von Kossmann beobachtete Dotterfurchung scheint auch hier ein den späteren Stadien zukommender, secundärer Vorgang zu sein. Da die Furchung von Sacculina sich an unseren unten (pag. 319) unterschiedenen Typus II b anzuschliessen scheint, so wird hiedurch die oben gewählte Auffassung der Furchung von Balanus gestützt.

III. Typus. Eier mit rein superficieller Furchung. Hier fehlt dem Bildungsdotter von allem Anfange an die Fähigkeit zur Beherrschung der Nahrungsdottermasse. Der im Centrum des Eies gelegene erste Furchungskern (Fig. 230 *A*) theilt sich in regelmässiger Weise in 2, 4, 8 etc. Furchungskerne (Fig. 230 *B*—*D*, Fig. 231 *A*), welche von strahligen Protoplasmaanhäufungen umgeben sind. Es kommt aber nicht zur Abgrenzung der einzelnen Zellterritorien durch das Auftreten durchschneidender Furchen. In einzelnen Fällen sind jedoch diese Furchen als Einkerbungen

der Eioberfläche (Fig. 230 *E*) schon in frühen Stadien angedeutet. Je mehr die Furchungskerne an Zahl zunehmen, um so mehr rücken sie nach der Oberfläche (Fig. 230 *D* u. 331 *B*), und schliesslich bildet sich

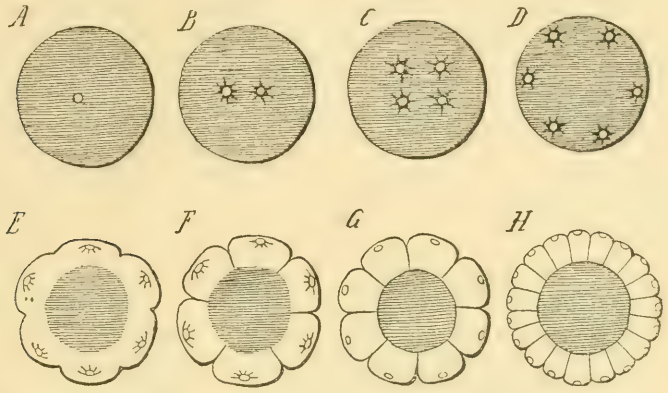


Fig. 230. Schematische Darstellung der Furchung von Callianassa subterranea (nach Mereschkowski).

In den Stadien *F*—*H* ist der Nahrungsdotter auf den centralen Antheil des Eies beschränkt.

hier ein gleichförmiges Blastoderm auf dieselbe Weise, wie wir dies für den II. Typus geschildert haben (Fig. 230 *F*—*H*).

Man hat vielfach die hier im Inneren des Eies sich vollziehende Theilung der Furchungskerne und das Auseinanderrücken der dieselben umgebenden sternförmigen Plasmainseln als Furchung bezeichnet. Ja, man hat diese

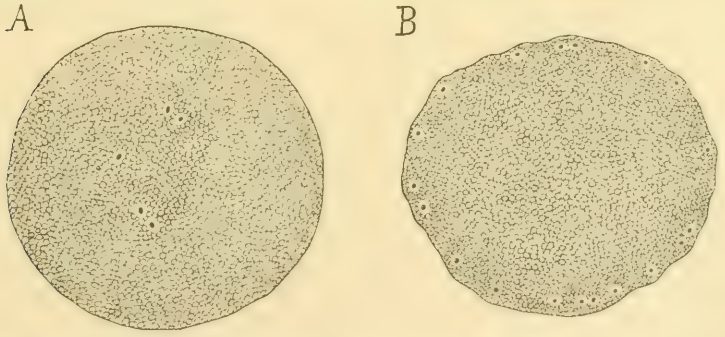


Fig. 231. Zwei Furchungsstadien des Astacus-Eies (nach Morin).

A jüngeres Stadium mit spärlichen Furchungskernen im Inneren, *B* älteres Stadium mit oberflächlicher Vertheilung der Furchungskerne und dementsprechend welliger Oberfläche.

Plasmainseln selbst als Furchungszellen benannt, welche dann in einen gewissen Gegensatz zur Nahrungsdottermasse gestellt erscheinen. Insoferne wir aber dem gesammten Ei den Werth einer Zelle zuerkennen und die bei der totalen Furchung aus demselben hervorgehenden 2, 4, 8 etc. gesonderten Furchungskugeln als Zellen betrachten, kann es nicht zweifelhaft sein,

dass wir diese als „Furchungszellen“ bezeichneten Plasmainseln nicht als vollwerthige Blastomeren anerkennen dürfen. Sie repräsentiren nur die Centren von Blastomeren, deren Territorien wegen des Ausfalls der Furchung nicht abgegrenzt sind. Das Ei steht in den ersten Stadien der superficiellen Furchung auf der Stufe einer mehrkernigen Zelle. Diese Anschauung wird gestützt durch die mehrfach beobachtete Thatsache, dass die sogenannten „Furchungszellen“ durch ein Reticulum feiner Plasmaausläufer unter einander in Verbindung stehen. Wenn wir nun unter Furchung hier wie überall den Act der Abgrenzung gesonderter Zellterritorien verstehen, so ergiebt sich, dass der Ausdruck superficielle Furchung für den vorliegenden Typus ein zutreffender ist, da die Furchung sich thatsächlich hier bloss auf die oberflächlichen Parthien des Eies erstreckt.

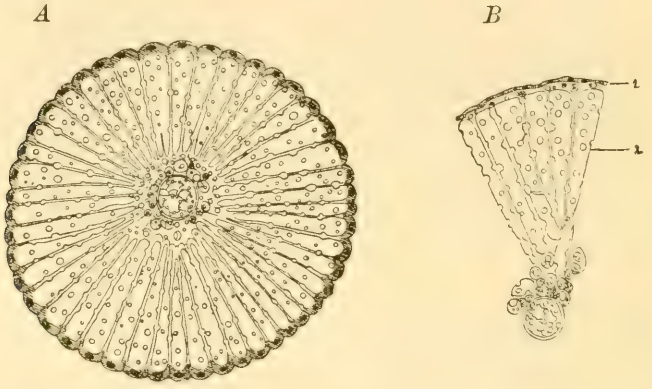


Fig. 232. Spätere Furchungsstadien des Astacuseies (nach Reichenbach, aus Hatschek's Lehrbuch).

A Durchschnitt eines Furchungsstadiums. Das Protoplasma hat sich an der Oberfläche angesammelt. Der Nahrungsdotter ist in einzelne Dotterpyramiden getheilt. Im Inneren der Centralkörper. *B* späteres Stadium, die Blastodermzellschicht (*1*) hat sich von den Dotterpyramiden (*2*) gesondert.

Dieser Furchungstypus ist gleichfalls bei den Crustaceen sehr verbreitet. Wir finden ihn: 1) bei den Sommereiern vieler Cladoceren (Moina, Daphnia, Sida, Leptodora, Daphnella nach Weismann und Ischikawa No. 6) und bei sämmtlichen Wintereiern (Moina, Daphnia, Sida, Bythotrephes, Polyphemus, Leptodora nach Weismann und Ischikawa No. 16). Es giebt hienach unter den Cladoceren eine Reihe von Formen (Bythotrephes, Polyphemus), deren Sommereier sich nach dem II. Typus furchen, während die Wintereier den III. Typus einhalten. 2) bei mehreren Isopoden: Asellus[1]) nach Van Beneden (No. 79), Porcellio nach Reinhard (No. 91) und Roule (No. 92). Vielleicht ist dieser Furchungstypus unter Isopoden-Eiern verbreiteter, als man bisher angenommen. 3) bei Penaeus (nach Haeckel

[1]) Nach neueren, nicht ganz klaren Mittheilungen von Roule (No. 92) möchte es scheinen, als wenn die Furchung von Asellus anfangs eine totale und erst später eine superficielle wäre. Dagegen hebt Van Beneden (No. 79) ausdrücklich hervor, dass anfangs bloss eine Vermehrung der Kerne im Inneren des Dotters vor sich geht, dass diese Kerne sich später an der Oberfläche des Eies verbreiten, und dass daselbst eine Abgrenzung der einzelnen Zellterritorien stattfindet, während im Inneren eine ungefurchte Dottermasse zurückbleibt. Es kann demnach nicht zweifelhaft sein, dass Asellus unserem III. Typus angehört.

No. 47), Callianassa subterranea (nach Mereschkowski No. 60), Astacus (nach Morin No. 61), Homarus nach Herrick (No. 50a).

Es ist von grosser Wichtigkeit, bei der als Abschluss der superficiellen Furchung erfolgenden Blastodermbildung zwei Unterarten scharf auseinanderzuhalten, welche im Folgenden mit a und b bezeichnet werden sollen:

a) Mit allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung. Die Entwicklung des Blastoderms geht an der ganzen Oberfläche des Eies gleichzeitig vor sich, z. B. bei Astacus, Branchipus, den freilebenden Copepoden.

b) Mit vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies. Die Blastodermbildung beginnt an einem Punkte der Eioberfläche und schreitet von hier aus allmählich vor. Dabei entspricht der Beginn der Blastodermbildung stets der späteren Ventralseite des Eies und bei den Decapoden dem hintersten Ende der Ventralseite oder jener Stelle, an welcher später die Gastrulaeinstülpung auftritt. Dies ist für Palaemon und Eriphia beobachtet, wo die Blastodermbildung im ganzen Umkreise des Eies erst vollendet wird und an der Dorsalseite zum Abschlusse kommt, wenn an der Ventralseite schon die Embryonalanlage zu erkennen ist.

Da die erwähnten Modificationen der Blastodermbildung sowohl bei unserem Typus II, als auch bei Typus III sich vorfinden, so ergeben sich hieraus vier Untertypen (IIa, IIb, IIIa, IIIb) der Furchung, welche im Einzelnen besprochen zu werden verdienen.

Typus IIa. Mit anfangs totaler, später superficieller Furchung und allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung; Branchipus, freilebende Copepoden, Sommereier von Polyphemus und Bythotrephes, Eupagurus.

Typus IIb. Mit anfangs totaler, später superficieller Furchung und vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite. Dieser Furchungstypus ist unter den Amphipoden ungemein verbreitet. Da bei diesem Typus die Zellen an der späteren Ventralseite sich rascher theilen und daselbst frühzeitig eine Abtrennung der Blastodermzellen von dem Nahrungsdotteranttheil eintritt, so ergiebt sich ein beträchtlicher Grössenunterschied zwischen den Zellen der Ventralseite und den noch grossen, dotterreichen der späteren Dorsalseite. Man sieht, dass dieser Furchungstypus, für den die verschiedenen Amphipoden (vor Allem Gammarus locusta nach van Beneden und Bessels No. 2) ein Beispiel liefern, in seinen ersten Stadien sehr an die totale inäquale Furchung erinnert. Aber es ergiebt sich ein wesentlicher Unterschied in dem Umstande, dass hier der Pol der kleinen Zellen der vegetativen Eihälfte angehört, jenem Theil der Oberfläche, an welchem sich später die Entodermbildung geltend macht, während die grösseren Zellen mehr der animalen Sphäre (der späteren Dorsalseite) angehören. Allerdings scheinen die beiden hier verglichenen Axen (animal — vegetativ und kleinzellig — grosszellig) nicht zusammenzufallen, sondern sich schräg zu kreuzen (vgl. unten pag. 343).

Typus IIIa. Mit rein superficieller Furchung und allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung. Viele Decapoden (Penaeus, Astacus, Callianassa), sämmtliche Wintereier und viele Sommereier der Cladoceren.

Typus IIIb. Mit rein superficieller Furchung und vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies. Hier treten von den zahlreichen im Inneren des Dotters befindlichen Elementen zunächst einige an

eine bestimmte Stelle der Oberfläche des Eies, um sich daselbst zu Blastodermzellen umzugestalten. Es entsteht so eine kleine Blastodermscheibe, welche der Lage nach der späteren Ventralseite entspricht und sich allmählich vergrössert, indem an ihrer Peripherie immer neue Elemente aus dem Inneren des Dotters auftauchen und sich zu Blastodermzellen umgestalten. Es ergiebt sich hieraus, dass dieser Fall grosse Aehnlichkeit mit der gleich zu besprechenden discoidalen Furchung haben muss. Der Unterschied zwischen beiden Typen besteht darin, dass in dem einen Falle (III b) das Anwachsen der Blastodermscheibe auf einem Hinzutreten neuer aus dem Inneren kommender Elemente beruht, während bei der echten discoidalen Furchung (IV) die Vergrösserung derselben ausschliesslich durch Theilung der bereits in der Blastodermscheibe vorhandenen Elemente sich vollzieht. Da bisher in vielen Fällen, in welchen man das Vorkommen einer discoidalen Furchung bei Crustaceen behauptet hat, die Beobachtung nicht unter systematischer Anwendung der Schnittmethode ausgeführt wurde, so liegt die Vermuthung nahe, dass man häufig die discoidale Furchung und den vorliegenden Furchungstypus verwechselt hat. So ist es uns wahrscheinlich, dass die meisten parasitischen Copepoden, denen Van Beneden und Bessels (No. 2) eine discoidale Furchung zuschreiben, thatsächlich sich nach dem Typus III b entwickeln. Das Gleiche ist möglicherweise bei den Isopoden (Oniscus, Ligia[1]), für welche von Bobretzky (No. 80) und Van Beneden (No. 1) die discoidale Furchung behauptet worden war) der Fall. Ja, es ist gerechtfertigt, die Frage aufzuwerfen, ob echte discoidale Furchung bei den Crustaceen überhaupt vorkommt, oder ob bei genauerer Untersuchung der IV. Furchungstypus in den Typus III b vollkommen aufgehen dürfte. Auch unter den Decapoden folgen einige diesem letzteren Typus, so Homarus, Eriphia und vielleicht auch Palaemon. Letztere Gattung ist möglicherweise mit Rücksicht auf die in den ersten Stadien totale (?) Furchung ebenso wie Atyephyra unserem Typus II b zuzurechnen.

IV. Typus. Eier mit discoidaler Furchung. Bei den bisher betrachteten Furchungstypen laufen zwei Processe gleichzeitig nebeneinander her: 1) die Vermehrung der Elemente, 2) die Loslösung der Blastomeren vom Nahrungsdotter (Trennung des plastischen vom nutritiven Antheil des Eies). In dem bei Typus II und III zum Schlusse resultirenden Blastulastadium finden wir dann eine oberflächliche, aus zahlreichen Zellen gebildete Epithelschicht und im Inneren eine Nahrungsdottermasse, in der sich in der Regel keine Zellkerne oder sonstige plastische Antheile mehr vorfinden. Denken wir uns nun jene Trennung der Blastomeren vom Nahrungsdotter in die frühesten Furchungsstadien verlegt, so gelangen wir zu einer Erklärung für die discoidale Furchung, wie dieselbe für Mysis (Van Beneden No. 37, Nusbaum No. 38, 39) und Cuma (Blanc No. 35) sowie einige andere Formen beobachtet worden ist. Hier löst sich schon die erste Furchungszelle vollständig vom Nahrungsdotter ab, an dessen Oberfläche sie sich lagert. Der Nahrungsdotter enthält von nun an keine Furchungskerne mehr. Die Bildung des Blastoderms geht von der oberflächlich gelagerten Furchungszelle aus, welche sich theilt (Fig. 233 *A*) und so eine Kappe von Blastomeren (Fig. 233 *B*) liefert, die durch fortgesetzte Theilung sich vermehren und allmählich die ganze Oberfläche der Nahrungsdotterkugel umwachsen. Es entspricht

[1]) Auch neuerdings wurde noch von Nusbaum für Ligia das Vorhandensein discoidaler Furchung behauptet (No. 85a).

hiebei der Ausgangspunkt der Blastodermbildung der Stelle der späteren Gastrulabildung (hinteres Ende der Ventralseite des Embryos), während das Blastoderm an der Dorsalseite zuletzt vollständig wird. Entsprechend jener ventralen Stelle, von welcher die Blastodermbildung ausging, zeigt das Blastoderm von Anfang an eine dichtere Lagerung der Zellen, welche hieselbst höher sind und eine rundliche Verdickung (Keimscheibe) bilden.

Das Vorkommen des IV. Furchungstypus ist, ausser für Mysis und Cuma, noch für mehrere Isopoden (Oniscus nach Bobretzky No. 80, Ligia nach Van Beneden No. 1) behauptet worden. Ausserdem sollte er sich bei zahlreichen parasitischen Copepoden (Anchorella, Caligus, Clavella, Lernaea, Lernaeopoda, Brachiella etc.) finden (Van Beneden und Bessels No. 2). Es muss jedoch als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass die Mehrzahl der hieher gerechneten Fälle in Wirklichkeit dem Typus IIIb zuzurechnen ist. Mit der letzteren Annahme würden die Beobachtungen von Buczynski (No. 37a) in Uebereinstimmung stehen, welcher — wie aus den Tafeln seiner russisch geschriebenen Arbeit zu ersehen ist, bei Parapodopsis cornuta eine einfache superficielle Furchung beobachtet hat. Wenn wir an der Aufstellung des Typus der discoidalen Furchung für Crustaceen bislang noch festhalten, so geschieht dies nur mit Rücksicht auf die neueren Mittheilungen Nusbaum's, nach dessen Schilderung bei Ligia oceanica thatsächlich ein mit dem oben für Mysis geschilderten übereinstimmender Furchungstypus vorkommen soll (No. 85a).

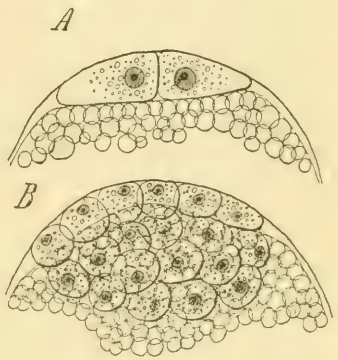


Fig. 233. Zwei Furchungsstadien von Mysis (nach Van Beneden) als Beispiel der discoidalen Furchung.

A an der Oberfläche des Dotters sind zwei Zellen erkennbar, *B* letztere sind durch Theilung vermehrt und bilden eine Kappe.

Der hier entwickelte Typus der discoidalen Furchung weist einige oberflächliche Aehnlichkeit mit jener Art von discoidaler Furchung auf, welche sich in manchen Thiergruppen (z. B. Cephalopoden) aus der totalen, inäqualen Furchung herausgebildet hat. Bei genauerer Betrachtung ergiebt sich jedoch, dass hier ein eigenartiger Process von discoidaler Keimentwicklung vorliegt, welcher sich offenbar im Bereich der Crustaceen selbstständig aus dem superficiellen Furchungstypus herausgebildet hat. Denn wo sich discoidale Furchung aus der totalen, inäqualen Furchung entwickelt hat, finden wir, dass der Bildungspol der Keimscheibe dem animalen Pole, ihr allmählich sich ausbreitender Rand dem Blastoporus und der Dotterpropf dem vegetativen Pole des Eies entspricht. Hier aber (bei der discoidalen Furchung der Crustaceen) liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Der Bildungspol der Keimscheibe entspricht der Ventralseite des Embryos und alle Beobachtungen deuten darauf hin, dass auch hier die Keimblätterbildung, vor Allen der etwas verwischte Process der Gastrulation eingeleitet wird. Die Umwachsung des Nahrungsdotters vollzieht sich hier von der Ventralseite gegen die Dorsalseite zu und diese Umwachsung hat hier offenbar mit der Gastrulation Nichts zu thun, weil wir sonst zur Annahme genöthigt wären, dass bei den Crustaceen mit discoidaler Furchung ein dorsalwärts sich schliessender Blastoporus vorhanden wäre, was mit den Verhältnissen bei den übrigen Crustaceen in Widerspruch stünde.

Wir werden durch die erwähnten Ueberlegungen dazu geführt, in der discoidalen Furchung der Crustaceen einen extremen Fall des oben unter III b beschriebenen Furchungstypus zu erblicken. Bei der discoidalen Furchung kommt die Blastodermbildung an dem entsprechenden Pole des Eies so frühzeitig zur Durchführung, dass die Anlage des Blastoderms ursprünglich aus einer einzigen Blastodermzelle besteht, welche durch später successive erfolgende Theilungen aus sich das ganze Blastoderm hervorgehen lässt.

Wenn wir die aus dem verschiedenen Organisationsplane der Wirbelthiere sich ergebenden Differenzen berücksichtigen, so erscheint zwischen der discoidalen Furchung der Vertebraten und der Crustaceen ein gewisses Vergleichsmoment in dem Umstande gegeben, dass in beiden Fällen eine Verlagerung der Nahrungsdottermasse zur Seite der Hauptaxe stattfindet und den eigenthümlichen Entwicklungstypus bedingt. Bei den Vertebraten mit discoidaler Furchung eilt die Dorsalseite des Körpers in der Entwicklung voraus, während die Entwicklung der Ventralseite durch die Nahrungsdotteransammlung behindert ist. Der Blastoporus ist hier nach der Dorsalseite verlagert. Bei den Crustaceen mit discoidaler Furchung dagegen wird die ventrale Körperseite zuerst angelegt und der Blastoporus nimmt, entsprechend dem Organisationsplane dieser Gruppe, eine ventrale Lagerung ein. Hier ist die Dorsalseite des Körpers in ihrer Ausbildung durch die Nahrungsdotteransammlung beeinträchtigt.

Bei vielen Crustaceen findet nach vollendeter Blastodermbildung an der Oberfläche der Blastodermzellen die Ausscheidung einer Cuticula statt. Wir bezeichnen diese Membran nach dem Vorgange von Van Beneden (No. 79) als Blastodermhaut (Cuticula blastodermica). Ihr Auftreten ist wohl nur durch einen in frühe embryonale Perioden verlegten Häutungsprocess zu erklären. Aehnliche Membranen werden bei den Eiern der Arachniden und des Limulus abgeschieden.

Die Bildung einer Blastodermhaut ist vorzugsweise bei den Malacostraken beobachtet. Doch wurde sie auch bei den parasitischen Copepoden durch Van Beneden (No. 17) erkannt. In der Gruppe der Malacostraken scheint sie vielfach verbreitet. Wir finden sie hier bei Nebalia (Van Beneden No. 79), bei den Cumaceen (H. Blanc No. 35), bei vielen Decapoden (Lereboullet und Reichenbach No. 64, 65 für Astacus, P. Mayer für Eupagurus No. 59, Bobretzky No. 41 für Palaemon, Kingsley No. 53 und Van Beneden No. 79 für Crangon, Dohrn für Portunus), bei den Amphipoden (Van Beneden und Bessels No. 2 für Gammarus locusta, Van Beneden No. 79 für Caprella, Uljanin No. 75 für Orchestia), endlich bei den Isopoden (Van Beneden für Asellus No. 79, Bobretzky No. 80 für Oniscus). Für Tanais wird sie von Dohrn erwähnt.

Nach der Bildung dieser Blastodermhaut werden bei manchen Crustaceen in späteren Embryonalstadien noch weitere Häutungen durchgemacht. Es ist dies besonders bei abgekürzter Entwicklung der Fall, wo zahlreiche Entwicklungsstadien in das Embryonalleben verlegt sind. Die bei diesen Häutungen gebildeten Cuticulae zeichnen sich meist durch den Extremitätenanlagen entsprechende Aussackungen aus. Man bezeichnet diese Membranen als Larvenhäute.

Da in der Zeit des Auftretens aller dieser cuticularen Membranen gewisse Schwankungen erkennbar sind, ist es in den einzelnen Fällen oft schwierig, die eigentlichen Eihäute, die Blastodermhaut und später auftretende

Larvenhäute klar auseinanderzuhalten, und die Homologie der betreffenden Cuticularbildung für jeden bestimmten Fall in exacter Weise festzustellen. Doch ist es zweifellos, dass die bei Ligia von F. Müller (No. 4) beobachtete und bei den Arthrostraken sehr verbreitete Cuticula, ferner die bei Mysis und den Decapoden nach Vollendung des Naupliusstadiums sich entwickelnde Haut die Bedeutung von Larvenhäuten haben (vgl. Van Beneden No. 79). Bei den Decapoden kommt es vielfach noch zur Entwicklung einer zweiten, in späteren Stadien auftretenden Larvenhaut, von welcher die ausschlüpfenden Zoëen umhüllt erscheinen und welche von Conn als Cuticula des Protozoëastadiums in Anspruch genommen wurde. Bei den Anchorellen und Lernaeopoden (Van Beneden No. 17) macht der Embryo während seiner Entwicklung eine dreimalige Häutung durch: 1) bei der Bildung der Blastodermhaut, 2) bei der Ausbildung der Nauplius-Cuticula, 3) beim Uebergang in das Cyclops-Stadium. Das Vorhandensein von Larvenhäuten wird vor Allem in den verschiedenen Arbeiten von Dohrn erwähnt. (Vergleiche dessen Angaben über die Larvenhaut bei Cumaceen, bei Tanais und an dem Nauplius-Stadium im Eie von Daphnia longispina). Bei der grossen Mannigfaltigkeit, die unter den Crustaceen vorherrscht und der Unsicherheit der Identificirung der Cuticulae in den verschiedenen Fällen würde es den Rahmen dieses Buches überschreiten, wenn wir auf sämmtliche hierher gehörige Fälle eingehen wollten.

Zeitlich mit den Furchungserscheinungen zusammenfallend spielen sich jene eigenthümlichen Processe ab, welche von Weismann und Ischikawa (No. 16) an dem Winterei zahlreicher Cladoceren beobachtet und als Paracopulation bezeichnet worden sind. Hier findet sich im Eie nach Ausstossung der Richtungskörperchen und erfolgter Befruchtung ein kernähnlicher Körper mit einer umgebenden Protoplasmaansammlung, die sogenannte Copulationszelle. Während der ersten Theilungen des Furchungskernes, durch welche die hier dem reinen superficiellen (III.) Typus angehörende Furchung eingeleitet wird, verhält sich die Copulationszelle anscheinend passiv in der Nähe des vegetativen Eipoles, nähert sich aber bald einem der durch die Theilung entstandenen Furchungskerne, um mit demselben eine innige Verschmelzung einzugehen. Die weiteren Schicksale der von der Paracopulation betroffenen Furchungszelle wurden nicht verfolgt. Es ist eine blosse Vermuthung, dass sie bestimmt sei, die Genitalanlage zu liefern. Die erste Entstehung der Copulationszelle fällt in die Zeit der Eibildung. Es werden im reifenden Eierstocksei Chromatinpartikelchen aus dem Keimbläschen ausgestossen. Diese vereinigen sich, um den Kern der Copulationszelle zu bilden, welcher später mit einer — wahrscheinlich dem Zellkörper entstammenden — Protoplasmamasse umhüllt wird. Ueber die Bedeutung des Processes der Paracopulation fehlt uns bisher noch jede Hypothese. Die Entstehung der Copulationszelle erinnert an die von Stuhlmann und Blochmann an Insecteneiern beobachtete Ausstossung von Chromatinpartikeln aus dem Keimbläschen. Aehnliche Vorgänge sind auch an den reifenden Eiern von Myriopoden (Balbiani) und Spinnen (Leydig) und in anderen Thiergruppen beobachtet worden.

3. Keimblätterbildung.

A. Copepoden.

Unter sämmtlichen Crustaceen — soweit wir deren Entwicklung bisher kennen gelernt haben — bietet die Entwicklung der Copepoden Verhältnisse, welche sich am nächsten an die der Anneliden anschliessen. Wir finden hier eine Invaginationsgastrula und Mesodermbildung durch

Sonderung zweier Urmesodermzellen. Die Keimblätterbildung bei Copepoden ist durch die Untersuchungen von Grobben (No. 21), Hoek (No. 22) und Urbanovicz (No. 23, 24) bekannt geworden. Wir legen unserer Darstellung die eingehenden Untersuchungen Grobben's für Cetochilus zu Grunde.

Cetochilus folgt, wie die meisten freilebenden Copepoden, unserem II. Furchungstypus. Die Furchung ist anfänglich eine totale, in späteren Stadien eine superficielle (vgl. pag. 312 u. ff). Schon im 32zelligen Stadium wird der Uebergang zum eigentlichen Blastulastadium eingeleitet und machen sich die Anfänge der histologischen Differenzirung der einzelnen Keimblätter geltend. Wir finden im Inneren dieses Stadiums eine kugelige Furchungshöhle von geringer Ausdehnung, in welcher der Nah-

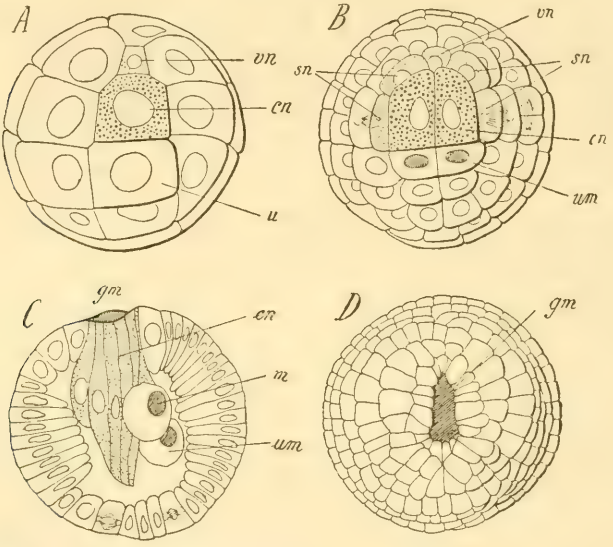


Fig. 234. Vier Entwicklungsstadien von Cetochilus (nach Grobben).
A 32zelliges Stadium von der Bauchseite betrachtet; *B* späteres Stadium, dieselbe Ansicht; sämmtliche Keimblätter sind bereits gesondert; *C* Gastruladium im Längsschnitt; *D* Gastrulastadium von der Bauchseite gesehen. Schliessung des Gastrulamundes.
cn centrale Entodermzelle, *gm* Gastrulamund, *m* Mesodermzelle, *sn* seitliche Entodermzellen, *um* Urmesodermzellen, *vn* vordere Entodermzellen.

rungsdotter gelegen ist und in welche auch der Richtungskörper einwandert. Eine ähnliche Einwanderung des Richtungskörpers wurde von Weismann und Ischikawa (No. 6) an den Sommereiern von Bythotrephes beobachtet. Wahrscheinlich ist die von Urbanovicz in der Furchungshöhle von Cyclops beobachtete kleine Zelle auch auf den Richtungskörper zu beziehen.

Wenn wir den vegetativen Pol des 32zelligen Stadiums von Cetochilus ins Auge fassen, so erkennen wir eine entschiedene bilaterale Anordnung des Blastomeren (Fig. 234 *A*). Wir finden eine grössere, durch ihr grobgranulirtes Plasma sich auszeichnende Zelle (*cn*) und vor derselben eine kleinere Zelle (*vn*). Beide liegen in der Medianebene und liefern später ausschliesslich Entodermelemente. Sie werden als centrale (*cn*) und als vordere Entodermzelle (*vn*) unterschieden.

Die vier symmetrisch an den Seiten dieser beiden Zellen vertheilten Blastomeren (Seitenzellen) liefern durch spätere Theilungen sowohl Elemente des Entoderms, als des Ectoderms. Von Wichtigkeit erscheint auch die hinter der centralen Entodermzelle gelegene Furchungskugel *(a)*. Sie theilt sich später in vier Elemente, von denen die beiden grösseren vorderen die Urmesodermzellen (Fig. 234 *B*, *um*) repräsentiren, während die beiden hinteren zu Ectodermelementen werden.

Fig. 234 *B* zeigt uns die centrale Entodermzelle in zwei Blastomeren (*cn*) zertheilt; ferner haben sich die seitlichen Entodermelemente (*sn*) durch Theilung der Seitenzellen abgesondert. Wir haben demnach hier eine aus sieben Zellen bestehende Entodermanlage, hinter welcher die zwei Urmesodermzellen (*um*) gelegen sind. Es vollzieht sich nun zunächst die Einwanderung der Mesodermelemente in das Innere des Embryos. Die Urmesodermzellen liefern durch Theilung zwei lateral gelegene Elemente (Fig. 234 *C*, *m*) und diese vier Mesodermzellen (von denen die beiden medialen als die Polzellen der späteren Mesodermstreifen betrachtet werden müssen) rücken nun in die Furchungshöhle (Fig. 234 *C*). Bald darauf vollzieht sich die Einstülpung der Entodermelemente (*en*), wodurch das Gastrulastadium (Fig. 234 *C*) erreicht ist. Das in die Tiefe gerückte Entoderm wird durch den Schluss des Blastoporus zu einem rings abgeschlossenen Säckchen umgebildet. Der Gastrulamund stellt im Moment seines Verschlusses eine Längsspalte dar (Fig. 234 *D*); der Verschluss desselben vollzieht sich in der Richtung von vorne nach hinten. Es scheint, dass der Blastoporus seiner Lagerung nach der späteren Ventralseite des Embryos entspricht. Die am spätesten zum Verschlusse kommende Parthie würde demnach in der Nähe der späteren Afteröffnung gelegen sein.

Der Vorderdarm und Enddarm entstehen nach den Untersuchungen von Urbanovicz (an Cyclops) als Ectodermeinstülpungen, und zwar fällt die Entstehung des Vorderdarms noch in das Bereich der Embryonalentwicklung, während das Proctodaeum erst in dem frühesten Larvenstadium zur Ausbildung kommt. Beide verbinden sich sodann mit dem Mitteldarmsäckchen.

Das Gastrulastadium der Copepoden wurde zuerst von Hoek erkannt und beschrieben.

Die Angaben von Urbanovicz über die Keimblätterbildung bei Cyclops lassen sich mit denen Grobben's in Uebereinstimmung bringen. Hier ist es zunächst nur eine Entodermzelle, welche in die Tiefe versenkt wird und über welche der Blastoporus sich schliesst, worauf aus dieser Zelle durch Theilung die gesammte Entodermanlage hervorgeht. Hierauf soll durch Abschnürung von Ectodermelementen ein Mesenchym geliefert werden, aus welchem die meisten mesodermalen Bildungen des Nauplius hervorgehen, während das eigentliche Mesoderm eine spätere secundäre Bildung sei, welche wahrscheinlich dem Entoderm entstamme und ausschliesslich den Mesodermstreif liefert. Wenn wir jedoch bedenken, dass im Umkreis der centralen Entodermzelle bei Cetochilus Elemente lagern, welche durch Theilung in Ectoderm- und Entodermzellen zerfallen, so muss es als möglich erscheinen, dass Urbanovicz diesen Process als Mesenchymbildung aufgefasst hat.

Das spätere Schicksal des Mesoderms ist für die Copepoden noch nicht völlig klar gestellt. Es scheint jedoch, dass die Elemente desselben in den Segmenten des Naupliusstadiums sich mehr unregelmässig nach Art eines Mesenchyms vertheilen und sehr bald zu den Organen des

Nauplius sich gruppirens Gewisse Zellen lagern sich dem Darm an, um dessen Musculatur zu bilden, andere werden zu Extremitätenmuskeln oder vereinigen sich zur Bildung der Antennendrüse. Die Leibeshöhle weist hier den Charakter eines Pseudocoels auf. In der hinteren Körperregion, welche die weiteren Leibessegmente liefert, kommt es dagegen zur Ausbildung eines wirklichen paarigen Mesodermstreifs, in welchem nach Urranovicz (No. 23) und Fritsch (No. 20) echte Coelomsäcke angelegt werden. Das vorderste Paar derselben entspricht dem Maxillarsegmente. Die Dissepimente zwischen den aufeinanderfolgenden Coelomsäcken, welche auch Grobben (No. 21) im Abdomen von Cetochilus beobachtet zu haben scheint, schwinden in späteren Stadien, dagegen sollen ein dorsales und ventrales Mesenterium zeitlebens persistiren (Fritsch). Das dorsale fügt sich dem Rücken mittelst eines in zwei Blätter gespaltenen Endes an und so entsteht ein Rückensinus, welcher als Blastocoelüberrest und als Homologon der Herzhöhle zu deuten ist. Dieser Rückensinus steht mit dem als Pseudocoel entwickelten vordersten Theil der Leibeshöhle im Zusammenhang. Schon frühzeitig kann man an dem noch kurzen Mesodermstreifen eine vergrösserte Zelle, die Genitalzelle unterscheiden, welche sich jederseits zur Anlage der Geschlechtsdrüse umbildet.

Der Nahrungsdotter ist bei Cetochilus nur in geringer Menge vorhanden und spielt keine grosse Rolle. Bei den dotterreicheren Eiern der parasitischen Copepoden dagegen scheint es (Van Beneden), dass die Zellen des Entoderms sich anfangs im Nahrungsdotter vertheilen und denselben in sich aufnehmen, wodurch das Bild der secundären Dotterfurchung zu Stande kommt. Später treten die Zellen jedoch wieder an die Oberfläche der Nahrungsdottermasse, um daselbst ein Epithel zu bilden, aus welchem die Wand des Mitteldarmsäckchens hervorgeht (pag. 348, Fig. 250 *C*, *en*). Letzteres umschliesst demnach zuletzt die durch allmähliche Resorption sich verringernden Reste des Nahrungsdotters (vgl. unten die Bildung des Mitteldarms bei den Cirripedien pag. 329 u. 373).

B. Phyllopoden.

Hier ist die Keimblätterbildung vor Allem für das Sommerei von Moina, einer Cladocere, durch die eingehenden Untersuchungen Grobben's (No. 11) bekannt geworden. Die Verhältnisse schliessen sich ziemlich nahe den für Cetochilus geschilderten an; doch müssen wir uns vor Augen halten, dass zwei Momente auf die Entwicklung dieses Eies verändernd eingewirkt haben: 1) die Ernährung mittelst des in den Brutraum transsudirten Blutplasmas, welche wahrscheinlich zu einer secundären Verringerung des Nahrungsdotters führte (auch bei Cetochilus scheint die Nahrungsdottermasse secundär verringert zu sein, aber aus anderen Ursachen) und 2) die Paedoparthenogenese, welche mit der abnorm frühzeitigen Anlage einer gesonderten Genitalzelle im Zusammenhang steht.

Die Furchung ist hier — wie bei den meisten Cladoceren — eine rein superficielle (III. Typus, vgl. pag. 316). Wir finden schon im 32zelligen Stadium die Blastomeren an der Oberfläche ziemlich scharf von der centralen Nahrungsdotteransammlung gesondert. Wie bei Cetochilus, so bereiten sich auch hier am vegetativen Pole des Eies die Anfänge jener Sonderung vor, unter welcher die Keimblätterbildung einhergeht. Es liegen hier jene Anlagen, welche später (wohl nach einer

gewissen Verschiebung) an der Ventralfläche des Embryos gelagert sind. Wir finden hier eine central gelegene, körnchenreiche Zelle, welche als Genitalzelle (Fig. 235 *g*) zu bezeichnen ist. Aus ihr geht später die paarige Genitalanlage hervor. Hinter dieser Zelle liegt eine in Theilung begriffene Zelle, welche die Anlage des gesammten Entoderms darstellt, die Entodermzelle (*en*). An einem etwas späteren Stadium finden wir diese beiden Anlagen durch Theilung mehrzellig geworden. Wir sehen ein Feld von zahlreichen Entodermzellen (Fig. 235 *B*, *en*) und vor demselben vier Genitalzellen (*g*). Im Umkreis derselben ist eine Anzahl von Zellen erkennbar, welche die Mesodermanlage (*ms*) darstellen. Alle übrigen Zellen bilden nun das Ectoderm.

Schon in diesem Stadium zeigt die Mesodermanlage die Tendenz unter die Genitalzellen in die Tiefe zu rücken (Fig. 235 *B*). In späteren Stadien hat sich dieser Process vollzogen (Fig. 235 *C*, *ms*). Das Mesoderm liegt nun völlig im Inneren des Embryos. Gleichzeitig stülpt sich das Entodermfeld (*b*) ein. Es wird hiermit das Gastrulastadium erreicht (Fig. 235 *C*).

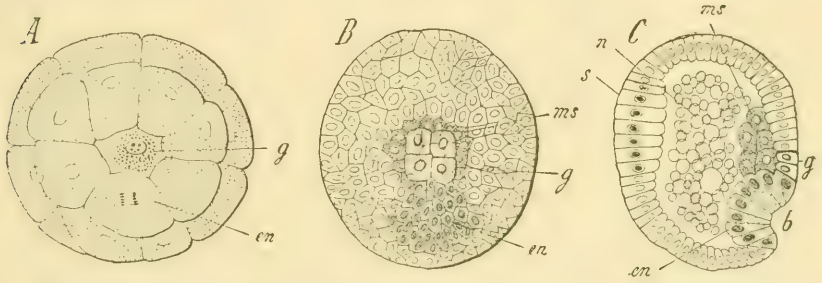


Fig. 235. Drei Entwicklungsstadien des Sommereies von Moina (nach Grobben). *A* Ei im 32zelligen Stadium vom vegetativen Pole aus gesehen, *B* Blastulastadium in derselben Ansicht, *C* Gastrulastadium im Medianschnitt.

b Blastoporus, *en* Entodermzellen, *g* Genitalzellen, *ms* Mesodermzellen, *n* Nahrungsdotter, *s* Scheitelplatte.

Bald darauf schliesst sich der Gastrulamund vollständig und es rücken nun auch acht Genitalzellen, welche durch Theilung aus den vieren hervorgegangen sind, in die Tiefe und legen sich unter das Entoderm (vgl. unten pag. 347, Fig. 249 *A*, *g*). Grobben ist der Ansicht, dass die Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschlusse kommt, der späteren Oesophaguseinstülpung entspreche. Es würde jedoch mit den Verhältnissen der übrigen Crustaceen, vor Allem der Decapoden, besser stimmen, wenn wir annehmen dürften, dass sie in der Nähe des späteren Afters gelegen ist.

Während der Embryo sich streckt, die Naupliusgliedmassen hervorsprossen und an dem Vorderende seiner Dorsalseite die Gehirnanlage als symmetrische Ectodermverdickung (Scheitelplatte) deutlich wird (Fig. 249 *A*, pag. 347), erleiden auch die Anlagen der inneren Organe eine entsprechende Weiterbildung. Die Entodermanlage (*en*) wächst zu einem cylindrischen Körper aus. Die Zellen desselben zeigen am Querschnitt eine radiäre Anordnung; doch lässt sich zunächst noch kein Lumen erkennen. Vorderdarm (*m*) und Enddarm (Fig. 249 *B*, *af*) entstehen als Ectodermeinstülpungen; ersterer ist schon im Nauplius, letzterer erst in späteren Stadien erkennbar. Sie treten mit der Mitteldarmanlage in

Verbindung. Das Mesoderm (*ms*) hat sich längs der ganzen Ventralseite und nach vorn bis unter die Scheitelplatte ausgedehnt. Es liegt zu beiden Seiten der Darmanlage und zeigt eine bilateral-symmetrische Anordnung; doch kommt es nicht zur vollständigen Scheidung paariger Mesodermstreifen. Die Genitalanlage theilt sich in eine paarige zu den Seiten des Darmcanals gelegene Zellenmasse.

Der Nahrungsdotter liegt ursprünglich in der primären Leibeshöhle. Er wird in dem Masse resorbirt, in welchem die inneren Organe die Leibeshöhle erfüllen. In späteren Stadien trennen sich einzelne Zellen vom Mesoderm ab, um den Nahrungsdotter zu durchwachsen. Sie liegen sodann an der Dorsalseite des Embryos und werden zum Fettkörper des Thieres.

Es würde von Interesse sein, über die Bildung des Mitteldarms und über die Rolle, welche der Nahrungsdotter hierbei spielt, an dotterreicheren Eiern von Cladoceren oder Branchiopoden etwas zu erfahren. Moina bietet durch seinen Dottermangel einen entschiedenen Ausnahmsfall dar. An den jungen Larven der Branchiopoden (Branchipus) erscheinen sämmtliche Gewebe, auch die des Ectoderms, mit Nahrungsdotterkörnchen durchsetzt (vgl. Claus No. 9).

Bei Daphnia similis bildet sich nach neueren Untersuchungen von Lebedinsky (No. 11a) zunächst durch superficielle Furchung ein das Ei vollständig gleichmässig überziehendes Blastoderm. Erst später wird dasselbe entsprechend den Kopflappen und der Ventralseite des Eies durch Höherwerden der Zellen verdickt. Die Bildung der Keimblätter wird eingeleitet durch Auftreten einer seichten Vertiefung (Blastoporus), von welcher aus eine Einwanderung amoeboider Zellen in den Dotter vor sich geht. Letztere repräsentiren das Meso-Entoderm. Während die Mesodermzellen sich in zwei vom Blastoporus nach vorn verlaufende symmetrische Streifen anordnen (Mesodermstreifen), bildet das Entoderm einen soliden Strang, in welchem sich erst später eine Höhle entwickelt. An dem Aufbau dieses Stranges (Mitteldarm) nehmen aber nicht alle Entodermzellen Theil. „Einige von ihnen überziehen den Nahrungsdotter und bilden zwei grosse, symmetrisch liegende, provisorische Lebersäcke“ (?).

Ein Zerfall des Mesoderms in Somiten und die Ausbildung eines eigentlichen Cöloms wurde bei Moina nicht beobachtet. Anders verhält sich dies bei den Branchiopoden, deren Keimblätterbildung bisher noch nicht bekannt geworden ist. Wir sind auf die Angaben, welche an den jüngsten Larvenstadien gewonnen wurden, angewiesen. Hier scheint an den frühesten Nauplien von Artemia, wie aus den Abbildungen von Nassonow (No. 13) zu schliessen ist, die vorübergehende Ausbildung paariger Coelomsäcke vorzukommen. Dagegen liegen bei Branchipus, dessen jüngste als Metanauplien zu bezeichnende Stadien von Claus (No. 9) genau untersucht sind, andere Verhältnisse vor. Hier hat das Mesoderm im Bereich der eigentlichen Naupliussegmente und des Endsegmentes sich bereits zu Organbildungen umgewandelt und die definitive histologische Differenzirung gewonnen. Das gleiche ist mit dem splanchnischen Blatte im Bereiche des ganzen Darmcanals der Fall (pag. 377, Fig. 265 *A*, *sp*). In jenen Segmenten, welche zwischen dem Mandibelsegment und Endsegment eingeschoben und im Entstehen begriffen sind, weist das somatische Blatt mehr embryonales Gepräge auf. Es ist hier in paarigen Mesodermstreifen angeordnet, dessen Zellen in bestimmter Weise segmental angeordnet erscheinen. Diese Anordnung beruht nur auf einer regelmässigen Gruppirung der Mesodermzellen, welche einigermassen an die

unten (pag. 339) für die Isopoden zu schildernden Verhältnisse erinnert. Im hintersten Körperabschnitte sind die Mesodermstreifen zu einer unter dem Darm gelegenen Platte vereinigt und hier findet sich die Knospungszone, von welcher die Bildung neuer Segmente ausgeht. Grobben glaubte zwei hinter dieser Knospungszone, an der Grenze gegen das Endsegment gelegene Zellen als Urmesodermzellen in Anspruch nehmen zu dürfen; doch hat Claus nachgewiesen, dass diese Zellen, deren jederseits zwei vorhanden sind, in den bisher untersuchten Stadien sich an der Production von Mesodermelementen nicht betheiligen. Am auffallendsten muss für Branchipus erscheinen die frühzeitige Selbstständigkeit, welche das Darmfaserblatt aufweist.

C. Cirripedien.

Nach vollendeter Blastodermbildung (vgl. pag. 316) weist der Embryo von Balanus eine über die ganze Oberfläche verbreitete Zellschicht (Ectoderm) und eine centrale Nahrungsdottermasse auf (Fig. 236 *B*). In der Nähe des hinteren Eipoles, wo sich eine unbedeutende Einsenkung (*bl*) erkennen

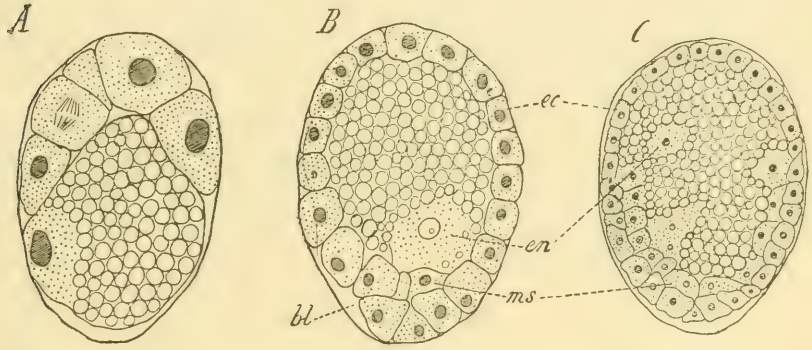


Fig. 236. Längsschnitte durch drei Embryonalstadien von Balanus improvisus (nach Nassonow).

A späteres Furchungsstadium (vgl. oben Fig. 229, pag. 315), *B* und *C* Stadien mit Keimblätterbildung, *bl* Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm.

lässt (Blastoporus), ist das Blastoderm mehrschichtig. Die tieferen Schichten repräsentiren die Anlage des Entoderms (*en*) und Mesoderms (*ms*). Von hier aus vertheilen sich die Mesodermelemente längs der Ventralseite des Eies (Fig. 236 *C*) in Form einer symmetrischen Mesodermplatte, entsprechend welcher auch das Ectoderm etwas verdickt wird, so dass auf diese Weise eine einem Keimstreif ähnliche ventrale Verdickung der oberflächlichen Schichten des Embryos zu Stande kommt. Die Elemente des Entoderms dagegen scheinen sich gleichmässig im Nahrungsdotter zu vertheilen (Fig. 236 *C*, *en*), worauf durch eine secundäre Dotterfurchung die Abgrenzung der entsprechenden Zellterritorien erzielt wird. Schliesslich rücken die Kerne der dotterreichen Entodermkugeln an die Oberfläche, um hier das Mitteldarmepithel zu bilden, während durch Verflüssigung des Nahrungsdotters die Darmhöhle zu Stande kommt (vgl. unten pag. 373). Ueber das Detail aller dieser Vorgänge bei Cirripedien herrscht noch manche Unklarheit. Da der Text der Abhandlung Nassonow's (No. 13) russisch ist, so konnten wir nur aus den Abbildungen das Wichtigste erschliessen. Es scheint, dass der Blastoporus

der Lage nach der späteren Afteröffnung entspricht. Vgl. über diese Entwicklungsstadien auch die neueren Angaben von Nussbaum (No. 30 u. 31), welche im Wesentlichen mit der hier gegebenen Darstellung übereinstimmen. Nach Nussbaum liefert die bei der ersten Zweitheilung entstehende vordere Furchungskugel eine Zellkappe, welche die zweite Furchungskugel vollkommen umwächst. Sobald diese Umwachsung beinahe vollendet ist, beginnt in der oberflächlichen Zellschicht in der Nähe des spitzen Eipoles ein starker Zelltheilungsprocess und hier bildet sich nun eine Gastrulaeinstülpung. Die durch diese Einstülpung gelieferte, nach Innen umgeschlagene Schichte umwächst nun, von spitzem Pol einseitig ausgehend, die innere (Nahrungsdotterkugel) gegen den stumpfen Pol zu. „Inzwischen hat sich auch diese innere Kugel (oder die zweite untere Furchungskugel) getheilt; ihre Theilung schreitet weiter vor; doch geht sicher die innere Lage von Zellen der Gastrula nicht aus den Abkömmlingen der inneren oder unteren Furchungskugel hervor." Nach Nussbaum würde demnach die vordere Furchungskugel nicht bloss das Ectoderm, sondern auch das Entoderm liefern. Der Gegensatz seiner Auffassung gegenüber der von Nassonow wird jedoch sehr gemildert, wenn wir annehmen dürfen, dass die oberflächliche Zellschicht nicht ausschliesslich durch Theilung von der vorderen Furchungskugel aus entsteht, sondern dass an derselben sich auch Elemente betheiligen, welche durch Micromerenbildung von der hinteren Furchungskugel erzeugt wurden. Es würde letztere dann dieselbe Rolle spielen, wie die centrale Nahrungsdotteransammlung bei den übrig superficiell sich furchenden Crustaceeneiern.

Die Vertheilung der Mesodermelemente ist in den späteren Embryonalstadien, sowie in den jungen Cirripediennauplien eine anscheinend unregelmässige. Doch fand Grobben (No. 21) im hinteren Körperabschnitte der Nauplien von Sacculina und Balanus einige grosse, offenbar in Proliferation begriffene Zellen jederseits zu einem kurzen Mesodermstreifen angeordnet.

D. Decapoden.

Wir haben schon oben (pag. 312) der sehr ursprünglichen, aus einer Coeloblastula sich entwickelnden Invaginationsgastrula (Fig. 226 *C*) von Lucifer Erwähnung gethan, welche uns durch Brooks (No. 42, 43) bekannt geworden ist. Leider sind die Stadien, welche diese Gastrula mit dem Nauplius verbinden, nicht bekannt geworden.

Die Entwicklung des Lucifer-Eies ist charakterisirt: 1) durch die geringe Menge von Nahrungsdotterkügelchen, welche in den Blastomeren anfangs gleichmässig zerstreut erscheinen, 2) durch die sehr regelmässig ablaufende Furchung und Ausbildung eines verhältnissmässig umfangreichen Blastocöls, 3) durch Ausbildung einer Invaginationsgastrula. Das hiebei entstehende Mitteldarmsäckchen zeigt an seinem Gipfel vier durch Theilung von den benachbarten Entodermzellen abgeschnürte, nahrungsdotterreiche Ballen von unbekannter Bedeutung. Brooks erblickt in ihnen rudimentäre Dotterpyramiden, welche den primären Dotterpyramiden von Astacus und Palämon entsprechen würden. An Lucifer schliesst sich vielleicht am nächsten Penaeus an, insofern vielleicht auch hier der Mitteldarm direct aus dem invaginirten Säckchen entwickelt wird (Haeckel No. 47).

Unter den übrigen Decapoden nimmt Astacus, dessen Entwicklung uns hauptsächlich durch Bobretzky (No. 41) und Reichenbach (No. 64, 65)

bekannt geworden ist[1]), eine verhältnissmässig ursprüngliche Stellung ein, insofern hier die Zellen der Gastrulaeinstülpung in ihrem ursprünglichen Zusammenhange verbleiben, so dass das Säckchen des Urdarms bis zu seiner Umbildung in den Mitteldarm als solches erhalten bleibt, wenngleich die Beziehungen zu dem umfangreichen Nahrungsdotter hier schon auf die Entwicklung modificirend einwirken.

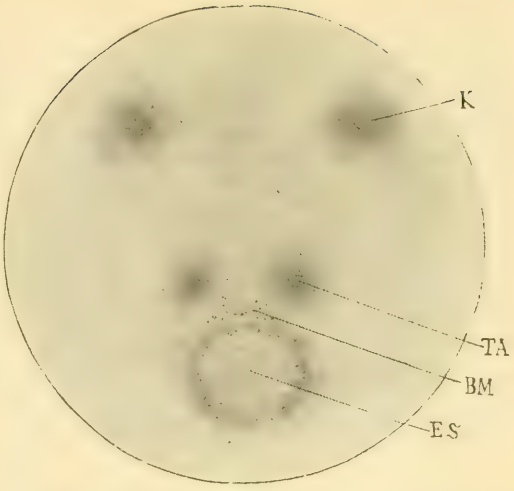


Fig. 237. Kugelabschnitt des Eies mit Embryonalanlage von Astacus fluviatilis (nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch).
BM Bildungszone des Mesoderms, *ES* Entodermscheibe, *K* Kopflappen (Augenanlage), *TA* Thoracoabdominalanlagen.

Bei Astacus entsteht das Blastoderm durch reine superficielle Furchung (Morin (No. 61). Nachdem die Furchungskerne sich an der Oberfläche des Eies angeordnet haben, zerfällt der Nahrungsdotter, den einzelnen Furchungszellen entsprechend (pag. 318, Fig. 232), in die sog. primären od. Rathke'schen Dotterpyramiden, wobei ein rundlicher Centralkörper von dieser Durchfurchung des Nahrungsdotters ausgeschlossen bleibt (vgl. oben pag. 314). Nach der Loslösung der Blastodermzellen vom Nahrungsdotter und der vollständigen Ausbildung des Blastoderms fliessen die primären Dotterpyramiden wieder unter einander zusammen. Jetzt wird an der Ventralseite des Eies die Embryonalanlage in der Form einer Blastodermverdickung kenntlich, in welcher wir die Anlage des späteren Keimstreifs erblicken. Ursprünglich bemerkt man im Bereich dieser Anlage fünf gesonderte Verdickungen (Fig. 237): die paarigen Augenlappen- (*K*)

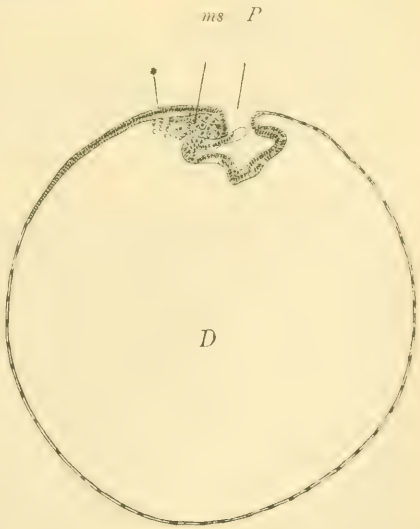


Fig. 238. Längsschnitt durch das Gastrulastadium von Astacus fluviatilis (nach Reichenbach, aus Hatschek's Lehrb.).
D Dotter, *ms* Mesoderm, *P* Blastoporus, * bezeichnet die Stelle, an welcher das Vorderende des Körpers sich entwickelt.

[1]) Hinsichtlich der Angaben Morin's (No. 61) konnten wir nur die Abbildungen vergleichen. Die Angabe Rossijksaya's (No. 72, pag. 570), dass Morin für Astacus fluviatilis eine gleiche Art der Entodermbildung beschrieben habe, wie sie von Bobretzky für Oniscus angegeben worden war, beruht wohl nur auf einem Irrthum.

und Thoracoabdominalanlagen (*TA*) und eine unpaare, hinter diesen gelegene Verdickung, die Entodermscheibe (*ES*), welche in den folgenden Stadien durch Einstülpung das Gastrulasäckchen (Fig. 238) liefert. Die Einstülpung dieser Scheibe wird durch Ausbildung einer halbmondförmigen Furche, welche den vorderen Rand derselben umgiebt und sich bald durch Ausbildung im hinteren Theile zu einer ringförmigen Furche ergänzt, eingeleitet. Es resultirt hieraus, dass die mittlere Partie der in die Tiefe versenkten Entodermscheibe eine Zeit lang hügelartig (Entodermhügel) gegen das Lumen des Urdarmsäckchens vorspringt (Fig. 239 *eh*). Noch bevor der Einstülpungsprocess eingeleitet ist, macht sich am vorderen Rande der Entodermscheibe eine rege Zellproliferation (Fig. 237 *BM*) geltend, durch welche eine Anzahl von Zellen geliefert wird, welche unter das Blastoderm rücken (Fig. 238, 239 *mes*). Es ist die erste Anlage des Mesoderms, welches demnach bei Astacus an einer bestimmten Stelle am vorderen Rande des Blastoporus an der Uebergangsstelle des Ectoderms in das Entoderm seinen Ursprung nimmt.

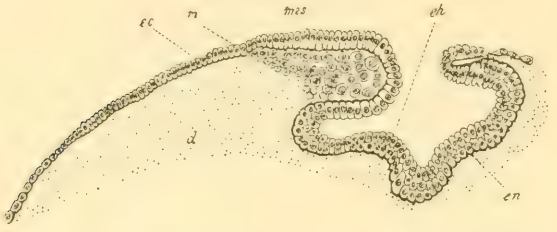


Fig. 239. Medianer Längsschnitt durch das Gastrulastadium von Astacus (nach Reichenbach).

d Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *eh* Entodermhügel, *en* Entoderm, *m* secundäres Mesoderm, *mes* Mesoderm.

Nachdem die Einstülpung des Gastrulasäckchens sich vollzogen hat, schliesst sich der Blastoporus. Die Stelle, an welcher derselbe zum Verschlusse kommt, entspricht dem hintersten Theil der Embryonalanlage. Nach Reichenbach liegt sie etwas hinter jener Stelle, an welcher nun bald die ectodermale Enddarmeinstülpung zu erkennen ist.

Das durch die Einstülpung entstandene Urdarmsäckchen ist ursprünglich im Verhältniss zur Grösse des Eies wenig umfangreich. Später vergrössern sich seine Zellen durch Aufnahme von Nahrungsdotter (Fig. 240 *A*, *en*), welche innerhalb jeder einzelnen Entodermzelle in der Weise abgelagert wird, dass der Zellkern und die Hauptmasse des Zellplasmas an die äussere Oberfläche des Urdarmsäckchens zu liegen kommen. An dieser Aufnahme des Nahrungsdotters betheiligen sich am regsten die dorsalen und seitlichen Parthien des Urdarmsäckchens, während die ventralen Theile desselben, welche mit der übrigen Embryonalanlage in innigerem Contact stehen, weniger daran participiren (Fig. 240). Schliesslich ist die gesammte Nahrungsdottermenge in den Entodermzellen deponirt. Da letztere hiedurch zu ungemein grossen, säulenförmigen, radiär angeordneten Elementen (Fig. 240 *B*, *dp*) ausgedehnt wurden, so kommt es auf diese Weise zur Bildung der sog. secundären Dotterpyramiden. Aus diesem (in späteren Stadien an der Oberfläche in Lappen zertheilten) Mitteldarmsäckchen geht der definitive Mitteldarm und die Leber (Mitteldarmdrüse) des Flusskrebses hervor. Indem die Entodermzellen einer Vermehrung unterliegen, sich von den ihnen zugehörigen secundären Dotterpyramiden loslösen und sich dicht aneinanderschliessen, kommt es zur Entwicklung des Mitteldarmepithels, während die secundären Dotterpyramiden zerfallen und resorbirt werden. (Ueber die Ausbildung des Mitteldarms siehe unten pag. 373.)

Ein merkwürdiges Verhalten der Mitteldarmanlage des Astacus-Eies, welches von Bobretzky und Reichenbach nicht erwähnt wird und daher wohl bloss die Bedeutung eines gelegentlichen Vorkommnisses haben dürfte, wird von Schimkewitsch (No. 66) mitgetheilt. Dieser Beobachter fand im Inneren des Mitteldarmsäckchen ein zweites, aus Zellen bestehendes Säckchen, welches in den Stadien vor Schliessung des Gastrula-Mundes durch einen Delaminationsprocess von den Entodermzellen abgespalten worden sei. Dieses innere Säckchen werde wahrscheinlich in späteren Stadien resorbirt. Schimkewitsch vergleicht es mit jenen inneren Zellen des Darmdrüsenkeims bei Palaemon, welche nicht an die Oberfläche treten, um das Mitteldarmepithel zu bilden, sondern im Inneren einer Auflösung anheimfallen (vgl. unten pag. 334).

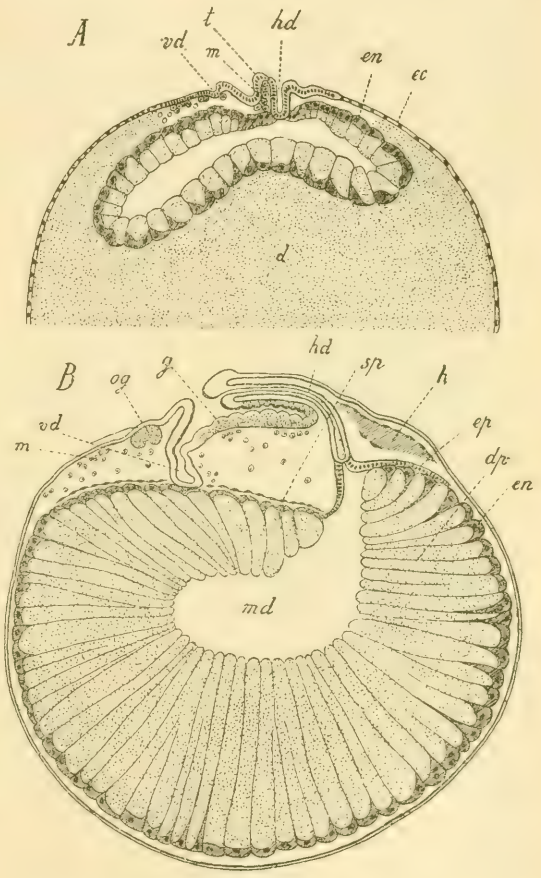


Fig. 240. Mediane Längsschnitte durch zwei Embryonen des Flusskrebses (nach Reichenbach).

A durch das Naupliusstadium, *B* durch das Stadium mit angelegten Gangbeinpaaren.

d Nahrungsdotter, *dp* secundäre Dotterpyramiden, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Entodermplatte, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *h* Herzanlage, *hd* Hinterdarm, *m* Mesoderm, *md* Mitteldarm, *og* oberes Schlundganglion, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vd* Vorderdarm, *t* Thoracoabdominalanlage.

Das charakteristischeste Verhältniss in der Entwicklung des Mitteldarms von Astacus liegt in dem Umstande, dass die Nahrungsdottermasse, ursprünglich ausserhalb des Gastrulasäckchens gelegen, die Furchungshöhle erfüllt, während sie später in die Wand des Entodermsackes aufgenommen wird, um schliesslich bei Ausbildung des definitiven Mitteldarms in das Lumen desselben zu gelangen. — Die übrigen bisher untersuchten Decapoden unterscheiden sich von Astacus dadurch, dass die Zellen des Entodermsäckchens ihren epithelialen Zusammenhang aufgeben, als Wanderzellen den Dotter durchsetzen und erst später wieder an der Oberfläche desselben zur Bildung des Mitteldarmepithels zusammentreten. Bei diesen Formen schwindet das Lumen des ursprünglichen Entodermsäckchens; der Darmdrüsenkeim ist, währenddem die Entodermzellen den Dotter durchsetzen, solide, und das Lumen des

Mitteldarms stellt sich erst bei der später erfolgenden Auflösung und Resorption des in seinem Inneren gelegenen Dotters her.

So entwickelt sich z. B. bei Palaemon (nach Bobretzky No. 41) zu einer Zeit, wo das Blastoderm noch nicht vollständig ausgebildet ist, d. h. wo die Trennung der Blastodermzellen von den zugehörigen Dotterpyramiden sich noch nicht im ganzen Umkreise des Eies vollzogen hat, eine kleine Gastrulaeinstülpung (Fig. 241 *A*), deren Zellen nach erfolgtem Schluss des Blastoporus ihren epithelialen Zusammenhang verlieren (Fig. 241 *B*). Aus den Seitenwänden des Entodermsäckchens (*ms*) stammen Elemente, welche später, dem Keimstreif angelagert, das Mesoderm darstellen, während die dem Boden des Säckchens entspringenden Entodermzellen (*en*) in den Dotter eindringen, denselben nach Art von Wanderzellen durchsetzen und sich daselbst vermehren. Jede dieser Entodermzellen nimmt die umgebenden Nahrungsdotterparthien amöbenartig in sich auf und formirt dieselben zu einem rundlichen Ballen, so

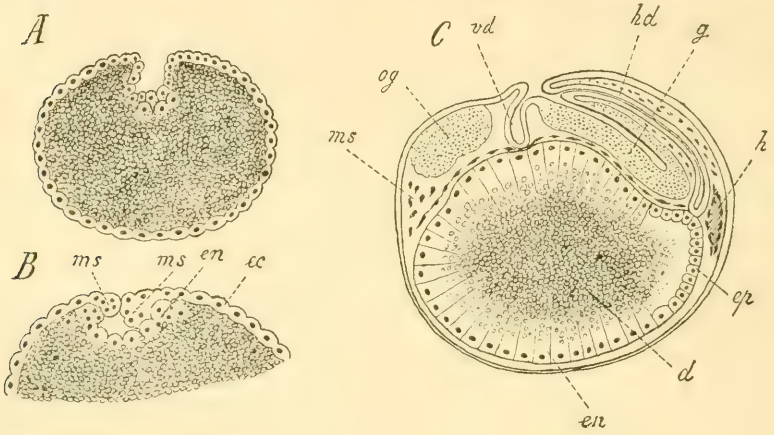


Fig. 241. Drei Schnitte durch den Embryo von Palaemon zur Darstellung der Keimblätterbildung (nach Bobretzky, copirt aus W. Faxon. Selections from Embryological Monographs).

A Gastrulastadium, *B* Schliessung des Gastrulamundes, *C* Längsschnitt durch ein späteres Stadium.

d Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Entodermplatte, *g* Bauchganglienkette, *h* Herzanlage, *hd* Enddarmeinstülpung, *ms* Mesoderm, *og* oberes Schlundganglion, *vd* Vorderdarmeinstülpung.

dass der ganze Nahrungsdotter durch einen Act secundärer Furchung (sog. Dotterfurchung) in rundliche Dotterballen zerfällt wird, deren jeder einer Entodermzelle entspricht und welche das Homologon der secundären Dotterpyramiden von Astacus darstellen. In späteren Stadien treten die Plasmaantheile mit den Kernen zum Theil an die Oberfläche des Nahrungsdotters und ordnen sich daselbst zu einem Epithel an, welches die Wand des Mitteldarms darstellt (Fig. 241 *C*), der nun auch — wie bei Astacus — den Nahrungsdotter in seinem Inneren beherbergt. Ein anderer Theil der Entodermzellen scheint jedoch an der Bildung des Mitteldarmepithels keinen Antheil zu nehmen, sondern, im Inneren des Dotters verbleibend, mit diesem dem Zerfall und einer schliesslichen Resorption anheimzufallen. In diesen Zellen würden wir das Homologon

der später für Mysis (pag. 336) zu erwähnenden Vitellophagen zu erblicken haben. (Vgl. auch Bobretzky No. 80.)

Bei Homarus findet sich nach Herrick (No. 50 und 50a) an Stelle des sich einstülpenden Gastrulasäckchens nur eine ganz flache Einsenkung, von welcher aus eine solide, keilförmige Zellwucherung (the keel) in den Dotter eindringt. Die Zellen dieser Wucherung nehmen bald Dotterelemente in sich auf.

Die Einwanderung der amöbenartigen Entodermzellen in den Nahrungsdotter und die Entstehung des Mitteldarmepithels an der Oberfläche desselben scheint in vielen Fällen auf die angegebene Weise abzulaufen. Doch ist das Verhalten der wandernden Entodermzellen zum Nahrungsdotter in den einzelnen Fällen ein wechselndes. So zerfällt nach P. Mayer's Angaben bei Eupagurus (No. 59) nach der Einwanderung der Entodermelemente der Nahrungsdotter allerdings in eine Anzahl von unregelmässigen Theilstücken und erleidet eine Art Umordnung, doch sind die Entodermkerne mit ihren Plasmatheilen hier nicht im Inneren der einzelnen Dotterschollen gelegen, sondern nehmen die sie trennenden Räume ein. Aehnlich verhält sich vielleicht Atyephyra (nach Ischikawa No. 51). Bei Crangon und Alpheus dagegen scheint nichts der secundären Dotterfurchung einigermassen Aehnliches sich vorzufinden (nach Kingsley No. 53 und Herrick No. 49).

In allen diesen Fällen wird die Keimblätterbildung durch die Ausbildung eines Gastrulasäckchens eingeleitet. Neuerdings sind von Lebedinsky (No. 57) Mittheilungen über die Keimblätterbildung einer Krabbe, Eriphia spinifrons, gemacht worden, die, wie uns scheint, noch einigermassen der Aufklärung bedürfen. Auch hier findet sich eine Gastrulaeinstülpung, aus deren Boden die in den Dotter einwandernden Entodermzellen hervorgehen, während aus den Seitenwänden des Säckchens das Mesoderm hervorsprosst. Trotzdem war aber schon vor Ausbildung dieser Einstülpung an der mehrschichtigen Keimscheibe die Trennung in den drei Keimblättern entsprechende übereinanderliegende Schichten zu erkennen. Ausserdem soll das Ectoderm des Keimstreifs in seiner ganzen Ausdehnung durch Theilung seiner Zellen nach Innen Mesodermelemente abspalten. Die im Nahrungsdotter zerstreuten Entodermelemente begeben sich zum Schluss an die Oberfläche desselben, und ordnen sich daselbst zur Mitteldarmwand an. Gleichzeitig zerfällt jedoch der Nahrungsdotter in den einzelnen Zellterritorien entsprechende Säulen, so dass es auch hier — in ganz späten Stadien — zur Ausbildung der secundären Dotterpyramiden kommt.

Das Mesoderm entsteht, nach den Beobachtungen von Bobretzky (No. 41) und Reichenbach (No. 64, 65) für Astacus und von P. Mayer (No. 59) für Eupagurus von einer bestimmten Stelle am vorderen Rande des Blastoporus (Fig. 237 *BM*, 239 *mes*). Andere Angaben haben den Ursprung desselben weniger bestimmt in den Umkreis des Blastoporus (Kingsley No. 53 für Crangon, Haeckel No. 47 für Penaeus) oder an die Seitenwände des eingestülpten Gastrulasäckchens (Bobretzky für Palaemon [No. 41] und Lebedinsky für Eriphia [No. 57]) verlegt. Stets ist die erste Anlage des Mesoderms bereits eine vielzellige. Die Mesodermzellen, welche sich durch Theilung rasch vermehren, breiten sich anscheinend regellos zwischen dem Ectoderm des Keimstreifs und dem Nahrungsdotter aus (Fig. 240 *m*). Nur in wenigen Stadien ist die Vertheilung der Mesodermelemente in paarige Mesodermstreifen andeutungsweise zu erkennen. Ebenso spärlich sind die Hinweise auf eine segmentale Gliederung. Nur im Abdomen eines ganz späten Stadiums des

Flusskrebses (mit bereits angelegten Abdominalbeinen) konnte Reichenbach eine Gruppirung der Mesodermelemente zu paarigen, segmentweise angeordneten Cölomsäcken erkennen. In den vorderen Körperparthien kommt es entschieden nicht zur Entwicklung von Cölomsäcken; die Leibeshöhle trägt hier den Charakter eines Pseudocöls.

Neben den gewöhnlichen Mesodermzellen findet Reichenbach in der Mesodermanlage kleinere Elemente von eigenthümlich schaumigem Protoplasma (Fig. 239 *m*, u. pag. 361 Fig. 259 *A*, *sm*), welche mehrere sehr kleine, stark tingirbare Kerne enthalten, und welche von ihm als Elemente des secundären Mesoderms unterschieden werden. Diese sollen durch einen Process endogener Zellbildung in den Entodermzellen des Gastrulasäckchens und zwar in der ventralen Wand desselben ihren Ursprung nehmen. Später verschwinden diese secundären Mesodermzellen und Reichenbach meint, dass sie sich in Blutkörperchen umgewandelt hätten. Ein ähnliches secundäres Mesoderm wurde von Ischikawa für Atyephyra und von Lebedinsky für Eriphia, sowie von Herrick für Alpheus und Homarus beobachtet.

E. Schizopoden.

Hinsichtlich der Keimblätterbildung bei den Schizopoden sind wir vor Allem auf die Beobachtungen von J. Nusbaum für Mysis chamaeleo (No. 38, 39) angewiesen. Die Furchung verläuft hier nach dem discoidalen Typus (vgl. pag. 320). Der erste Furchungskern gewinnt eine ganz oberflächliche Lagerung und aus ihm geht durch Theilung eine rundliche Blastodermscheibe hervor. Dieselbe entspricht der Lage nach der Ventralseite des Eies und zwar dem späteren hinteren Körperende. Schon von den ersten Stadien an kann man an der Blastodermscheibe eine Zusammensetzung aus zwei Schichten erkennen. Während die oberflächliche Lage sich immer mehr und mehr ausbreitet, um schliesslich das ganze Ei als zartes Blastoderm zu überwachsen, treten die Zellen der unteren Schicht in den Nahrungsdotter ein, vertheilen sich in demselben und tragen zur Auflösung des Nahrungsdotters wesentlich bei, indem sie denselben nach Art von Amöben auffressen und verdauen. Diese sogenannten Vitellophagen nehmen an dem späteren Aufbau des Embryos keinen Antheil. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass aus ihnen später Blutkörperchen hervorgehen.

Nach vollständiger Ausbildung des Blastoderms ist die Stelle der früheren Blastodermscheibe noch immer durch eine Blastodermverdickung kenntlich, an welcher wir bald eine Trennung in drei Lappen erkennen können. Zwei seitliche paarige Lappen wachsen nach vorne zur Bildung der seitlichen paarigen Hälften des Keimstreifs aus, während der unpaare, mediane, etwas nach hinten gelegene Lappen als Caudal- oder Abdominalanlage bezeichnet werden muss (vgl. Fig. 254 *A*, pag. 353). Im Bereich der letzteren und zwar unterhalb einer queren Furche, welche wohl auf die einwachsende Schwanzfalte zu beziehen ist, entsteht das Entoderm durch Abspaltung von den Zellen der oberen Schichte. Das Mesoderm dagegen soll in der ganzen Länge der paarigen seitlichen Hälften des Keimstreifs vom Ectoderm durch Abspaltung entstehen, indem einzelne Blastodermzellen sich theilen und ein unteres Theilstück in die untere Mesodermschicht einrückt, oder wohl auch ganze Blastodermzellen nach unten wandern. Im Naupliusstadium zeigt die so entstandene Mesodermschicht nicht bloss eine deutliche Anordnung in paarige Mesodermstreifen, sondern auch eine Gliederung derselben nach den einzelnen Segmenten; dagegen konnte niemals die Bildung von Cölomsäcken beobachtet werden.

Was uns an der Mysis-Entwicklung — vorausgesetzt, dass die angeführten Beobachtungen sich bestätigen — vor Allem auffallen muss, ist (abgesehen von dem Mangel der Gastrula-Einstülpung[1])) das Verhalten des Entoderms zum Nahrungsdotter. Die Entodermanlage bleibt hier in inniger Verbindung mit dem Keimstreif (Fig. 242 *en*, *l*, Fig. 243 *l*) und tritt in keine näheren Beziehungen zum Nahrungsdotter, ausser zum Schlusse der Entwicklung, wo sie denselben umwächst, um das Mitteldarmsäckchen zu liefern. Die Verflüssigung des Nahrungsdotters liegt hier nicht den eigentlichen Entodermzellen ob, sondern den oben erwähnten Vitellophagen. Nichtsdestoweniger werden wir durch den Vergleich mit Astacus und Palaemon dazu geführt, in beiden Elementen zusammengehörige Parthieen des Entoderms zu erblicken. Schon bei Astacus konnten wir beobachten, dass die Zellen der ventralen Wand des Entodermsäckchens sich wenig an der Nahrungsdotteraufnahme

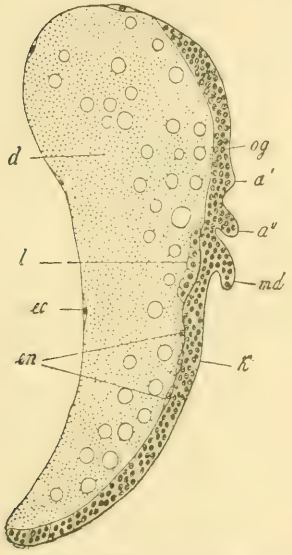


Fig. 242. Etwas seitlicher Längsschnitt durch das Naupliusstadium (vgl. Fig. 254*C*) von Mysis (nach Nusbaum).

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *d* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *k* Keimstreif, *l* Leberanlage, *md* Mandibel, *og* Anlage des Ganglion opticum.

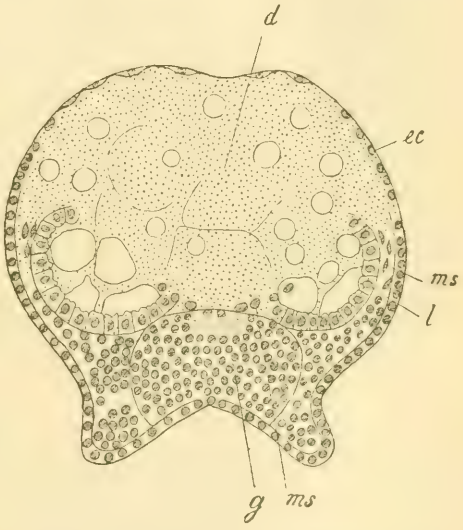


Fig. 243. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium von Mysis (nach Nusbaum).

d Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *g* Bauchganglienkette, *l* Leberanlagen, *ms* Mesoderm.

betheiligen. Von hier und vor Allem von jener Stelle, welche dem blinden Ende des Enddarms zunächst gelegen ist (vgl. Fig. 240 *B*, *ep*), geht bei den Decapoden (vgl. unten pag. 373) die Ausbildung der definitiven Mitteldarmwand aus. Andererseits konnten wir bei Palaemon beobachten, dass nicht alle im Dotter befindlichen Entodermzellen an die Oberfläche treten, um in die Bildung des Mitteldarmepithels einzugehen, sondern dass einzelne im Inneren des Dotters zurückbleibende später aufgelöst werden. Hier haben wir also die Anfänge einer Theilung des Entoderms in zwei Parthien: einer

[1]) Nach Wagner, von dessen vorl. Mittheilungen uns nur die zweite vorgelegen hat, scheint bei Mysis die Gastrulaeinstülpung durch eine Zelleinwucherung repräsentirt zu sein, in welcher später eine spaltförmige Höhle auftritt (No. 40).

plastischen, welche zum Aufbau des späteren Mitteldarmsäckchens verwendet wird, und einer abortiven, deren Zellen ausschliesslich als Vitellophagen fungiren. Wir werden später verschiedentlich und vor Allem im Bereiche der Insecten ganz ähnliche Verhältnisse vorfinden.

F. Arthrostraken und Cumaceen.

Den Beobachtungen Nusbaum's über die Keimblätterbildung der Mysideen schliessen sich die Studien dieses Autors an Ligia oceanica (No. 85a) innig an und liefern zum Theil den Schlüssel für das Verständniss der Keimblätterbildung in der ersteren Gruppe. Auch hier findet sich nach vollendeter Ausbildung des Blastoderms eine der späteren Ventralseite entsprechende Verdickung desselben, die Keimscheibe, an welcher man bald einen Zerfall in drei Parthien erkennen kann (Fig. 244). Von letzteren stellen die zwei vorderen paarig angeordneten (Fig. 244 *m*) die Wucherungsstellen für die Elemente des Mesoderms dar, während die hintere unpaarige Verdickung (*en*) durch eine besonders

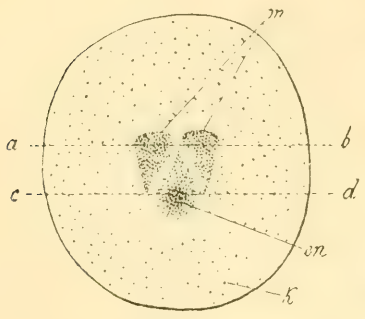


Fig. 244. Oberflächenansicht des Eies von Ligia oceanica im Stadium der Keimblätterbildung (nach Nusbaum).

en Einwucherungsstelle des Entoderms, *k* Blastodermkerne, *m* paarige Einwucherungsstelle des Mesoderms.

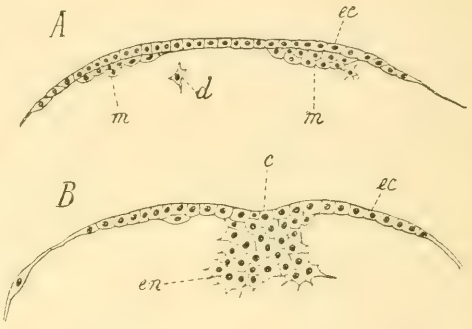


Fig. 245. Zwei Querschnitte durch die Keimscheibe von Ligia oceanica (nach Nusbaum).

A Querschnitt durch die vordere Parthie auf der Höhe der Linie *ab* in Fig. 244, *B* Querschnitt durch die hintere Parthie auf der Höhe der Linie *cd* in Fig. 244.

d Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *c* centrale Einsenkung der Keimscheibe (Blastoporus).

in ihrem centralen Theile sehr lebhafte Zelleinwucherung die Elemente des Entoderms liefert (vgl. die Querschnitte Fig. 245 *A* und *B*). Die hier vorliegenden Verhältnisse lassen sich sehr leicht mit dem Typus der Keimblätterbildung von Astacus in Verbindung setzen. Wir werden die hintere unpaare Wucherungszone von Ligia dem sich später einstülpenden Entodermfelde (Fig. 237 *Es*) von Astacus vergleichen dürfen, vor welchem sich die Wucherungszone für das Mesoderm (*BM*) findet. Letztere zeigt auch bei Astacus nach Reichenbach schon in frühen Stadien eine deutliche bilateral-symmetrische Vertheilung der Elemente. Bei Ligia finden wir sie, entsprechend den beiden Hälften des späteren Keimstreifs, in zwei paarige Wucherungsstellen vertheilt. In welcher Weise die Bildung des eigentlichen Keimstreifs von diesen Wucherungszonen ausgeht, ist im Einzelnen nicht bekannt. Doch werden wir annehmen dürfen, dass die Elemente des Mesoderms unter dem Ectoderm nach vorne rücken, und

dass gleichzeitig der darüber gelegene Theil des Ectoderms sich verdickt. Auf jeden Fall liefern uns spätere Stadien von Ligia und Cymothoa den deutlichsten Beweis, dass wir die erwähnten Wucherungszonen des Mesoderms, als dem hintersten Ende des späteren Keimstreifs entsprechend, uns vorstellen müssen. Denn im Naupliusstadium von Ligia (Fig. 246) finden wir hinter dem dritten Extremitätenpaare (3) eine vor der Anlage der Afteröffnung (*a*) sich einschiebende Bildungszone (*K*) für die daselbst sich neu anlegenden hinteren Körpersegmente. Diese Bildungszone besteht bereits aus zwei Zellschichten (Ectoderm und Mesoderm), deren Zellen durch Vermehrung einer ganz hinten vor der Afteröffnung (*a*) gelegenen Querreihe grosser Bildungszellen hervorgegangen sind und sowohl im Ectoderm als auch im Mesoderm eine äusserst regelmässige Anordnung in Querreihen und Längsreihen aufweisen. Nach Patten (Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXI 1890, pag. 371) liegen in jeder Querreihe jederseits bei Cymothoa vier Mesodermzellen (Fig. 247 *ms*), aus deren Vermehrung in den vorderen, ausgebildeteren Segmentanlagen das Mesodermmaterial des gesammten Segmentes in der Weise sich herausbildet, dass die Abkömmlinge der drei lateralen Zellen sich vereinigen, während die der vierten medianwärts gelegenen Zelle mit denen der anderen Körperhälfte zu einem gemeinsamen Complex sich anordnen. Diese ungemein gesetzmässige Anordnung des Zellmaterials in den neu entstehenden Segmenten des hinteren Körperabschnittes erinnert an ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie von Claus für Branchipus an der gleichen Stelle beobachtet wurden. Andererseits fordert aber die Anordnung der Mesodermzellen in den durch sämmtliche Segmente nach vorne verlaufenden Längsreihen zu einem Vergleich mit den von Wilson und neuerdings von Bergh bei den Oligochäten (vgl. oben pag. 195) beobachteten Verhältnissen heraus. Aus dem gesetzmässigen Anwachsen der Mesoderm-

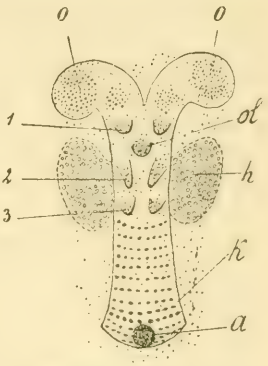


Fig. 246. Keimstreif im Naupliusstadium von Ligia oceanica (nach Nusbaum). *a* After, *h* Entodermlappen (Leberanlagen), *o* Augenlappen. *1*, *2*, *3* erstes, zweites, drittes Paar von Naupliusgliedmassen. *ol* Oberlippe, *k* Segment-Knospungszone.

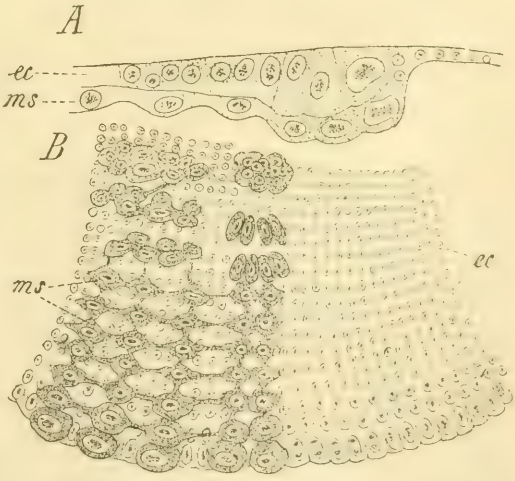


Fig. 247. Ein Stück der segmentbildenden Zone des Keimstreifs von Cymothoa (nach Patten).

A medianer Längsschnitt, *B* Innenansicht des hinteren Endes des Keimstreifs (vgl. Fig. 246). Rechts sind die Zellen der Mesodermschicht in der Zeichnung weggelassen.

ec Ectoderm, *ms* Mesoderm.

streifen scheint jedoch hervorzugehen, dass bei Ligia und Cymothoa die beiden ursprünglichen Wucherungszonen des Mesoderms der Lage nach dem hintersten Ende des späteren Keimstreifs entsprechen. Wir werden daher auch für Mysis vermuthen dürfen, dass ähnliche Verhältnisse vorliegen und dass die beiden, oben erwähnten, lateralen Lappen der Keimscheibe den paarigen Wucherungszonen des Mesoderms entsprechen. Dann würden wir annehmen dürfen, dass das gesammte Mesoderm des Keimstreifs durch Proliferation von diesen Wucherungsstellen aus entsteht und nicht — wie Nusbaum für Mysis annimmt — durch eine Art Delamination von der Innenfläche des Ectoderms des Keimstreifs sich abspaltet.

Bei Ligia und überhaupt bei den Isopoden finden sich nur spärliche Dotterzellen, welche dieselbe Rolle spielen, wie die von Mysis. Sie lösen sich in frühen Stadien von den unteren Schichten der Embryonalanlage los, wandern in den Dotter ein, um sich als Vitellophagen an dessen Auflösung zu betheiligen, und gehen schliesslich zu Grunde. Das eigentliche Entoderm tritt hier nicht in das Innere des Dotters ein, sondern bildet eine mit dem Keimstreif in inniger Verbindung bleibende, bald in zwei Hälften angeordnete paarige Zellmasse (Fig. 246*h*). Wie aus diesen Anlagen der definitive Mitteldarm gebildet wird, darüber sind die vorläufigen Mittheilungen Nusbaum's etwas undeutlich. Die beiden Anlagen vereinigen sich im Vordertheile des Embryos und bilden daselbst die Mitteldarmwand; ausserdem wachsen zwei rinnenförmige, nach dem Dotter offene und concave, nach Aussen convexe, dem Keimstreifen dicht anliegende Fortsätze nach hinten: die Anlagen der primären Leberschläuche, welche sich erst später durch Längseinschnürung in vier theilen; die Mitteldarmanlage ist nach hinten und dorsalwärts von der Dottermasse überlagert. Letztere wird erst allmählich, indem sich die Entodermzellen durch Theilung vermehren, von dem Epithel der Mitteldarmanlage völlig umwachsen, wodurch die in jüngeren Stadien dorsalwärts offene Mitteldarmanlage dann ihren dorsalen Abschluss erhält. Letztere ist bei Ligia, wie bei Porcellio ziemlich umfangreich, während sie bei Oniscus sich auf die Leberausstülpungen und die ihrer Einmündung zunächst gelegene Darmparthie zu beschränken scheint.

Die Verhältnisse der Keimblätterbildung, wie wir sie nach Nusbaum für Ligia geschildert haben, dürften vielleicht im Bereiche der Isopoden weitere Verbreitung haben, wenngleich unsere Kenntnisse über diese Verhältnisse noch zu ungenügende sind, um ein Urtheil hierüber aussprechen zu dürfen. Am Genauesten ist noch die Keimblätterbildung von Oniscus bekannt geworden. Auch hier soll das Blastoderm nach Bobretzky (No. 80) durch discoidale Furchung gebildet werden, doch möchte dieselbe vielleicht in Wirklichkeit unserem Typus III b (vgl. oben pag. 319) zuzurechnen sein[1]). Jene Stelle der Eioberfläche, von welcher die Bildung des Blastoderms ausging, ist wie

[1]) Mit letzterer Auffassung lassen sich auch die Beobachtungen von Roule (No. 92) in Uebereinstimmung bringen, obgleich sie manche Unklarheit enthalten. Nach Roule bildet sich bei Porcellio eine oberflächliche Zellschicht, welche am Rande durch Anfügung neuer, aus der Tiefe des Dotters kommender Plasmaparthien vermehrt wird. Die Kerne sollen jedoch in dieser Zellschicht spontan (!) entstehen. Diese Zellschicht (Blastoderm), welche Roule als Ectoderm bezeichnet, zeigt sich zuerst in den vorderen Parthien des Embryos, breitet sich von hier über die ventrale Fläche nach hinten aus und erstreckt sich zum Schluss auch auf die dorsale Seite. Die innere, von dieser Zellschicht umschlossene Nahrungsdottermasse wird von Roule als Mesoentoderm in Anspruch genommen.

bei Mysis und Ligia auch späterhin durch eine rundliche Blastodermverdickung, die Keimscheibe, gekennzeichnet. Die Keimscheibe entspricht der späteren Ventralfläche des Embryos; aus ihr geht der Keimstreif hervor. Die Keimblätterbildung wird (ähnlich wie bei Ligia, doch ohne vorhergehende Abgrenzung des mesodermalen und entodermalen Bezirkes) durch eine Einwanderung von Zellen im Centrum der Keimscheibe eingeleitet. Die Gastrulaeinstülpung ist hier durch eine einfache Zelleinwucherung ersetzt. Durch letztere wird die Keimscheibe mehrschichtig. Während ihre äusserste (oberste) Schicht zum Ectoderm des Keimstreifs sich umwandelt, liefert die untere Schicht das Mesoderm und Entoderm. Bobretzky (No. 80), dem wir eine grundlegende Darstellung der Oniscusentwicklung verdanken, beobachtete, dass von dieser unteren Schicht einzelne Zellen in den Nahrungsdotter einwandern, denselben durchsetzen und, indem sie sich daselbst vermehren, durch einen Act secundärer Dotterfurchung den Zerfall des Dotters in einzelne Zellterritorien bewirken (Fig. 248 *hy*). Diese Zellen sollten das Entoderm repräsentiren und später — ähnlich wie die Zellen im Dotter von Palaemon

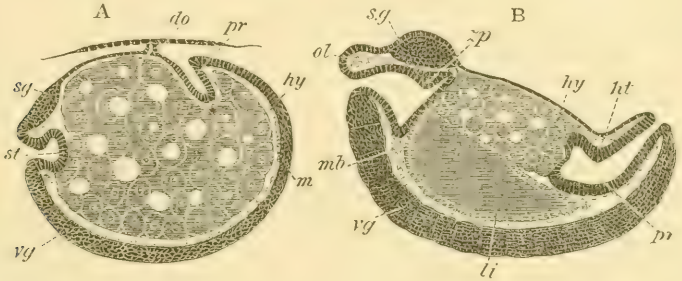


Fig. 248. Zwei Längsschnitte durch den Embryo von Oniscus murarius (nach Bobretzky, aus Balfour's Handbuch).

A jüngeres, *B* älteres Stadium.

do Dorsalorgan, *hy* Nahrungsdotter mit Dotterzellen, *ht* Herzanlage, *li* Leber, *m, mb* Mesoderm, *ol* Oberlippe, *pr* Enddarm, *sg* Gehirn, *st* Vorderdarm, *vg* Bauchganglienkette, *zp* Anlage des Kauapparates.

— zur Bildung des Mitteldarms (vor Allem der Leber) Anlass geben. Die dicht an der Keimscheibe verbleibenden Zellen der unteren Schicht dagegen sollten das Mesoderm (Fig. 248 *m*) repräsentiren. Diesen Angaben ist neuerdings Nusbaum (No. 85) entgegengetreten mit der Behauptung, dass die Dotterzellen, welche übrigens nicht bloss von der Keimscheibe, sondern von dem ganzen Umkreis des Blastoderms ins Innere einwandern, an dem weiteren Aufbau des Embryos keinen Antheil nehmen, sondern bloss, wie bei Mysis und Ligia, als Vitellophagen fungiren. Das eigentliche Entoderm liegt bei Oniscus nach Nusbaum ursprünglich mit den Elementen des Mesoderms vereinigt, in den unteren Schichten der Keimscheibe, ordnet sich jedoch bald zu zwei lateralen Zellanhäufungen an, welche mit einander verwachsen und die Mitteldarmanlage, sowie die Leberausstülpungen (Fig. 248 *B*, *li*) bilden. Bei Oniscus scheint die Ausbildung zweier primärer Lebersäcke der Entwicklung des Mitteldarms voranzugehen, indem sich eine von den genannten Zellanhäufungen ausgehende, streifenförmige Entodermanlage jederseits zur Bildung eines Lebersäckchens einkrümmt, welche erst später unter Entwicklung eines sehr kurzen Mitteldarmantheils unter einander in Verbindung treten. Bei Porcellio dagegen scheint nach Reinhard (No. 91) die Bildung des Mitteldarmantheils

der Abschnürung der Lebersäcke vorauszueilen. Die beiden primären Leberschläuche theilen sich durch Längseinschnürung später in vier. Es ist zu bemerken, dass der Mitteldarm bei Oniscus — wie überhaupt bei den höheren Crustaceen — auf ein sehr kurzes Stück in der Umgebung der Lebereinmündungsstellen beschränkt ist, während der grösste Theil des Darmcanals dem Vorderdarm und Enddarm entstammt. Während dieser Entwicklungsvorgänge breitet sich die Schicht der Mesodermzellen unter dem in die Länge wachsenden Keimstreif gleichmässig aus und tritt in das Innere der Extremitätenanlagen. Es verdient jedoch Erwähnung, dass Wasiljeff (No. 84) bei Oniscus einen Zerfall des Mesoderms in segmentale Somiten beobachtet zu haben glaubt.

Mit dieser Darstellung der Keimblätterbildung bei Ligia und Oniscus, welche hauptsächlich auf den Angaben Nusbaum's beruht und welche mit den Mittheilungen Bullar's (No. 81) für Cymothoa in Uebereinstimmung steht, lassen sich die Ergebnisse, zu denen Pereyaslawzewa (No. 70 u. 71) und Rossiiskaya (No. 72—73) an den Eiern verschiedener Amphipoden (Gammarus poecilurus, Orchestia, Caprella, Sunamphithoë, Amphithoë) gelangt sind, ziemlich gut in Uebereinstimmung bringen. Hier entstammen die Elemente des Entoderms einer Einwanderung einzelner Blastodermzellen in tiefere Schichten und ordnen sich bald, nachdem sie vorübergehend im Nahrungsdotter zerstreut waren, zu zwei lateralen Entodermstreifen an, welche zunächst in den vorderen Parthien des Embryos auftreten und sich zur Bildung des Mitteldarmrohres aneinanderschliessen. Durch Abfaltung von letzterem entstehen dann die primären Leberschläuche, welche sich bald durch Theilung bis auf vier vermehren. Von diesem Verhalten weicht Caprella und Sunamphithoë insofern ab, als sich hier die Anlagen der Leberschläuche vor Ausbildung des übrigen Theiles des Mitteldarms differenziren. Sie schliessen sich in dieser Hinsicht an Oniscus an. Dagegen soll das Mesoderm erst in verhältnissmässig späten Stadien durch eine Art Delaminationsprocess vom Ectoderm in den einzelnen Extremitätenanlagen entspringen (?).

Die Cumaceen schliessen sich durch die Verhältnisse der Keimblätterbildung, durch die Lage und Gestalt des Keimstreifs und des Dorsalorgans am nächsten an die Isopoden an. Hier bildet sich durch discoidale Furchung zunächst eine rundliche Scheibe aus, welche allmählich die Oberfläche des Eies überwächst. Bevor jedoch auf diese Weise das Blastoderm vollständig gebildet ist, macht sich im Centrum dieser Scheibe eine Zellproliferation geltend, welche zur Anhäufung von Zellen unterhalb des Blastoderms führt. An diesen inneren Zellen lassen sich bald zwei Schichten, Mesoderm und Entoderm unterscheiden. Diese Processe zeigen grosse Aehnlichkeit mit den von Bobretzky für Oniscus beschriebenen. Die beiden erwähnten unteren Schichten verbreiten sich hierauf längs eines an der Ventralseite des Eies gelegenen streifenförmigen Bereiches, welcher auf diese Weise zu der als „Keimstreif" zu bezeichnenden Embryonalanlage ausgebildet wird. Dieselbe bleibt nicht bloss auf die Ventralseite beschränkt, sondern greift bald mit ihrem vorderen und hinteren Ende auf die dorsalen Parthien des Eies über. Gleichzeitig entwickelt sich an der Dorsalseite eine als „Dorsalorgan" zu bezeichnende Zellanhäufung (vgl. unten pag. 351). An allen diesen Entwicklungsvorgängen nimmt der Nahrungsdotter anscheinend keinen activen Antheil. Es lassen sich in demselben anfangs auch keinerlei zellige Elemente wahrnehmen. Nach Ausbildung des Keimstreifs treten jedoch in der Nähe desselben im Nahrungsdotter vereinzelte halbmondförmige Zellen auf, welche ein Dotterkorn umschliessen. Ausserdem finden sich noch ganz vereinzelte grössere, feingranulirte Elemente im Nahrungsdotter. Die Rolle dieser Elemente ist

nicht genau erkannt. Es scheint, dass sie an der Mitteldarmentwicklung keinen Antheil nehmen. In späteren Stadien (zur Zeit der Extremitätenentwicklung) wurde ein Zerfall des Nahrungsdotters in grössere Ballen beobachtet (H. Blanc No. 35).

G. Allgemeines.

Wir müssen zunächst die Lagebeziehungen des Blastoporus ins Auge fassen. Wenn wir die Verhältnisse verwandter Gruppen, vor allem der Anneliden (vgl. das oben pag. 174 über den Verschluss des Blastoporus bei Eupomatus Gesagte), zum Vergleiche heranziehen, so würden wir geneigt sein, auch bei Crustaceen die ganze, zwischen Mund und Afteröffnung sich hinziehende Strecke für die Lage des Blastoporus in Anspruch zu nehmen. Für eine solche Ausdehnung finden sich aber nur in der Ontogenie ganz weniger Formen gewisse Andeutungen, so z. B. in dem spaltförmigen, von vorne nach hinten sich schliessenden Urmunde von Cetochilus (nach Grobben, vgl. oben pag. 325) und in dem Fortsatz, mittelst welchen die Einwucherungsstelle des Entoderms bei Ligia (vgl. oben pag. 338 Fig. 244) sich nach vorne zwischen die beiden Mesodermkeime erstreckt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle lauten die Angaben dahin, dass der Blastoporus seiner Lage nach dem hintersten Ende des Keimstreifs und ungefähr der Stelle der sich später bildenden Afteröffnung entspricht. Wir werden aber hier die ungemeine Kürze der ersten Embryonalanlage (Keimscheibe) bei vielen Crustaceen in Berücksichtigung ziehen müssen und uns vorstellen dürfen, dass bei dem Auswachsen dieser kurzen Anlage zur Bildung des gestreckteren Keimstreifs Elemente, welche ursprünglich im Bereich des sich schliessenden Blastoporus waren, durch Wachsthumsverschiebungen weiter nach vorne verlagert werden, so dass im Grunde vielleicht dem Blastoporus doch eine grössere Ausdehnung nach vorne zugesprochen werden müsste, als man dies im Allgemeinen für die Crustaceen zuzugeben geneigt ist.

Wenn wir durch den sich schliessenden Blastoporus die Lage des späteren hinteren Körperendes und des vegetativen Eipoles gekennzeichnet annehmen, so würden wir für die durch die Bildung der Kopflappen (Augenlappen) deutlich werdende Anlage des Vorderendes, unter Berücksichtigung der bei den Anneliden zu beobachtenden Verhältnisse, den diametral gegenüberliegenden Punkt der Eiperipherie in Anspruch nehmen. Eine solche Lagerung weisen die Kopflappen aber nur in wenigen Fällen [z. B. bei Moina (Fig. 235 *C*, *b*, *s*) und Cetochilus] annäherungsweise auf. Bei den dotterreicheren Eiern gehören die Kopflappen und der Blastoporus derselben Hemisphäre des Eies an und erscheinen einander mehr oder weniger genähert (vgl. Fig. 238 pag. 331, an welcher das spätere Vorderende des Körpers durch ein * gekennzeichnet ist). Man erkennt hieraus, dass die Anlage der späteren Ventralseite im Ei bedeutend kürzer ist, als die der Dorsalseite oder — mit anderen Worten — die Dorsalseite des Embryos erscheint durch Einlagerung von Nahrungsdottermassen beträchtlich aufgequollen und dementsprechend in ihrer Entwicklung verzögert. Die Lage der Nahrungsdotterkugel ist demnach im Verhältniss zur Längsaxe des sich entwickelnden Embryos eine excentrische und zwar dorsalwärts verschobene. Ein Vergleich der bei den Vertebraten zu beobachtenden Verhältnisse, wo wir eine dorsale Lagerung des Blastoporus und eine Verlagerung der Nahrungsdottermasse nach der

Ventralseite vorfinden, ist nach mancher Hinsicht lehrreich. Vgl. das oben pag. 322 über diese Verhältnisse Gesagte.

Fassen wir die Art und Weise der Keimblätterbildung und zwar zunächst die Entstehung des **Entoderms** ins Auge, so sind es nur verhältnissmässig wenige Formen mit dotterärmeren Eiern, bei denen ursprüngliche, direct auf die Entwicklungsweise der Anneliden zu beziehende Verhältnisse zu bemerken sind. Auch hier wäre in erster Linie Cetochilus zu nennen, bei welchem ein durch Invagination entstandenes Urdarmsäckchen nach Schluss des Blastoporus sich wahrscheinlich direct in die Mitteldarmanlage umwandelt. Auch Moina, vielleicht auch Lucifer und Penaeus scheinen diesen Verhältnissen noch nahe zu stehen. Im Allgemeinen ist die Entodermbildung durch Invagination unter den Crustaceen ziemlich verbreitet. In anderen Fällen [Arthrostraken, Mysideen, Cumaceen, Cirripedien (?)] unterbleibt die Bildung einer Einstülpung und die Sonderung des Entoderms vollzieht sich in der Form einer soliden Zelleinwucherung (vgl. Fig. 245 *B*, pag. 338).

Wichtige und charakteristische Verschiedenheiten ergeben sich in der Entwicklung der dotterreicheren Crustaceeneier, insofern die späteren Schicksale der Entodermzellmasse in Frage kommen. Bei jenen Umbildungen, durch welche aus dem Material des Entoderms die Anlage des Mitteldarms mit seinen Leberausstülpungen hervorgeht, machen nämlich die Beziehungen dieser Anlage zur Nahrungsdotteranhäufung ihren bestimmenden Einfluss geltend. Im Anfange der Entwicklung erscheint nach Ablauf der Blastodermbildung das Blastocöl von Nahrungsdotter erfüllt. Es geht hieraus hervor, dass bei dem Eintritt der Gastrulation der Nahrungsdotter ausserhalb des Urdarmsäckchens in der sog. primären Leibeshöhle gelegen ist. Später aber wird die Mitteldarmanlage in der Regel in der Weise gebildet, dass sie die gesammte Nahrungsdottermenge in ihrem Inneren beherbergt. Es hat demnach in den relativen Lageverhältnissen der Entodermanlage und des Dotters eine Veränderung stattgefunden. Dieselbe kann bei den Crustaceen auf dreierlei verschiedene Art vollzogen werden, so dass sich drei verschiedene Typen der Entwicklung des Mitteldarms ergeben, welche in folgender Weise charakterisirt werden können:

I. Entwicklung des Mitteldarms unter Filtration des Nahrungsdotters, z. B. bei Astacus (Fig. 240 pag. 333). Der Nahrungsdotter, welcher in der primären Leibeshöhle gelegen ist, wird successive in das Innere der Entodermzellen aufgenommen. Wenn diese Aufnahme unter Entwicklung der secundären Dotterpyramiden beendet ist, erscheinen die Kerne der Entodermzellen an die Oberfläche des Nahrungsdotters gerückt. Dort bildet sich das Epithel des Mitteldarmsäckchens aus, in dessen Inneren schliesslich die ganze Dottermasse gelegen ist. Das Typische an diesem Vorgange ist, dass das durch die Invagination entstandene Gastrulasäckchen während der ganzen Dauer dieser Processe in seinem Zusammenhange erhalten bleibt, wie denn auch das Lumen dieses Säckchens in das Lumen des späteren Mitteldarms übergeht. Die Entodermzellen verlieren hier niemals ihren epithelialen Zusammenhang. Der Nahrungsdotter — ursprünglich ausserhalb des Entodermsäckchens gelegen — tritt zunächst in die Wand dieses Säckchens und schliesslich in das Lumen des Säckchens selbst ein. Diese Art der Mitteldarmbildung scheint sehr vereinzelt da zu stehen. Bisher bildet Astacus den einzigen bekannt gewordenen Fall dieser Art, der aber von um so

grösserem Interesse ist, als er uns den Schlüssel für das Verständniss der beiden anderen Entwicklungstypen abgiebt.

II. Entwicklung des Mitteldarms unter Durchwanderung des Nahrungsdotters, z. B. bei Palaemon (Fig. 241, pag. 334). Hier verlieren die Zellen des durch Invagination entstandenen Gastrulasäckchens sehr bald ihren epithelialen Zusammenhang, so dass das Säckchen selbst unter diesem Auflösungsprocess scheinbar verschwindet. Die Entodermzellen treten vereinzelt in der Form amoeboider Wanderzellen in den Dotter ein, welchen sie durchziehen, um sich schliesslich an der Oberfläche desselben zur Bildung des Mitteldarmepithels anzuordnen. Man sieht, dass auch in diesem Falle die Bewegungsrichtung der Entodermzellen die gleiche ist, wie bei dem oben geschilderten Typus. Der einzige Unterschied gegenüber demselben besteht darin, dass in dem hier vorliegenden Falle die Wand des Gastrulasäckchens zeitweilig ihren epithelialen Zusammenhang verliert. Um diesen Typus von dem vorhergehenden ableiten zu können, dürfen wir uns nur vorstellen, dass bei geringer Anzahl der Entodermzellen und grosser Nahrungsdottermenge die Abstände der bei der Vergrösserung des Gastrulasäckchens auseinanderrückenden Entodermzellen so beträchtliche werden, dass der Zusammenhang des Epithels nicht erhalten bleiben konnte. Thatsächlich erscheint aber mit dem zeitweiligen Selbstständigwerden der entodermalen Wanderzellen eine Vereinfachung des Entwicklungsprocesses gegeben, durch welche der Beginn der Einwanderung in den Dotter in früheren Stadien ermöglicht wurde. Der vorliegende Entwicklungstypus scheint unter den Crustaceen grosse Verbreitung zu besitzen. Wir finden ihn bei den meisten Decapoden und wahrscheinlich auch bei den dotterreicheren Eiern vieler Entomostraken (der Cirripedien, Copepoden, Cladoceren). Wir werden ihn ausserdem später bei manchen anderen Arthropodengruppen, z. B. bei Limulus, den Spinnen etc., wiederkehren sehen. Vielfach kommt es während der Durchwanderung des Nahrungsdotters zu einer nachträglichen Abgrenzung der Zellterritorien der im Dotter zerstreuten Entodermzellen. Diesen Process hat man als Dotterfurchung bezeichnet. Er hat aber natürlich mit der eigentlichen Furchung durchaus Nichts zu thun. Denn diese müssen wir ja mit der vollendeten Ausbildung des Blastoderms als abgeschlossen betrachten.

III. Entwicklung des Mitteldarms unter Umwachsung des Nahrungsdotters, z. B. bei Mysis und Ligia (vgl. oben pag. 337, Fig. 243). Hier trennen sich, ähnlich wie bei dem vorhergehenden Typus von der (bei den hierhergehörigen Formen wohl stets durch solide Einwucherung entstandenen) Entodermzellenmasse einzelne Zellen ab, und treten in den Dotter ein, um sich in demselben zu zerstreuen. Diese Zellen nehmen aber an dem späteren Aufbau des Mitteldarms keinen Antheil; sie dienen als Vitellophagen der Assimilation des Nahrungsdotters und gehen später zu Grunde oder werden vielleicht in Blutkörperchen umgewandelt. Der Hauptantheil der Entodermzellen betheiligt sich aber nicht an dieser Einwanderung, sondern bleibt nahe seiner Ursprungsstelle an der Oberfläche des Nahrungsdotters liegen, um sich später in zwei paarige, unter dem Keimstreif gelegene, scheibenförmige Entodermzellschichten umzuwandeln (Fig. 243 *l* und 246 *h*), welche, indem sie sich durch Theilung der Zellen vergrössern, sich an der Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreiten und denselben allmählich

umwachsen. Hier hat sich demnach das Entoderm — wie wir dies bereits oben pag. 337 auseinandergesetzt haben — in zwei differente Antheile, einen plastischen und einen abortiven, getrennt. Wir werden uns hierbei daran zu erinnern haben, dass auch bei dem II. Entwicklungstypus nicht sämmtliche im Dotter zerstreute Wanderzellen an die Oberfläche treten (vgl. oben pag. 334), um sich an der Bildung des Mitteldarmepithels zu betheiligen, sondern dass eine Anzahl derselben im Dotter zurückbleibt, um schliesslich zu Grunde zu gehen. Diese letzteren entsprechen offenbar den Vitellophagen des vorliegenden Typus. Den eigentlichen Schlüssel für die Erklärung der hier gegebenen Verhältnisse liefert eine genaue Betrachtung der für Astacus beschriebenen Entwicklungsweise. Wir haben oben (pag. 332) erwähnt, dass die Zellen des Entodermsäckchens sich bei Astacus nicht in gleicher Weise an der Aufnahme des Nahrungsdotters betheiligen. Am meisten werden hierzu die Zellen der dorsalen Hälfte herangezogen, während die der ventralen Hälfte von der Filtration des Nahrungsdotters weniger afficirt werden. Von letzterer Parthie geht aber gerade die Bildung des definitiven Mitteldarmes zuerst aus. Wir finden zunächst in der Nähe des blinden Endes des Proctodäums eine Entodermzellplatte (Fig. 240 *B*, *ep*), welche bereits die Charaktere des definitiven Mitteldarmepithels aufweist und sogar eine gewisse Tendenz zur Ueberwachsung der übrigen, noch nicht modificirten Entodermparthien zeigt. Eine ganz übereinstimmende Entodermzellplatte wird auch bei dem II. Entwicklungstypus gebildet (Fig. 241 *C*, *ep*), so dass auch dort ein Theil der im Dotter zerstreuten Entodermzellen grössere, plastische Fähigkeiten beweist, als die übrigen. Hier finden wir demnach die Anfänge einer Arbeitstheilung gegeben, welche im III. Entwicklungstypus zur vollen Ausbildung gekommen ist. (Vgl. das oben pag. 337 über diese Verhältnisse Gesagte.) Dem vorliegenden Entwicklungstypus gehören die Mysideen, Arthrostraken und Cumaceen (?) an. Er findet sich jedoch auch sonst im Kreise der Arthropoden in mannigfachen Modifikationen wieder. Wir werden ihm beispielsweise bei den Scorpionen und den Insecten begegnen.

Was das **Mesoderm** anlangt, so finden wir nur bei dem kleinen Cetochilusei eine Anlage desselben aus paarigen Urmesodermzellen. Bei den meisten Crustaceen ist die Anlage eine von Anfang an vielzellige. Gegenüber den verschiedenartigen Angaben über die erste Entstehung und Lagerung des Mesoderms in den einzelnen Crustaceengruppen werden wir die Entstehung desselben an der vorderen Parthie der Urmundlippe (bei Decapoden) als einen verhältnissmässig ursprünglichen Vorgang zu betrachten haben, von welchem sich die Verhältnisse bei Ligia (vgl. oben pag. 338) und durch Vermittlung dieser Form vielleicht die vieler anderer Crustaceen ableiten lassen.

Auffallend ist die geringe Tendenz der Mesodermzellen, sich von Anfang an einer gesetzmässigen Lagerung einzufügen. Nur andeutungsweise erkennen wir eine Anordnung in paarige Mesodermstreifen und eine segmentale Gliederung derselben. Auch hier sei wieder auf die Verhältnisse von Ligia und Cymothoa hingewiesen. Hinsichtlich des Auftretens metamerer Cölomsäcke finden sich nur einige, obenerwähnte (pag. 326, 228, 336 u. 342), spärliche Angaben. Im Allgemeinen entwickelt sich die Leibeshöhle der Crustaceen nach Art eines Pseudocöls als ein System unregelmässig begrenzter, lacunärer Räume innerhalb des Lagers der Mesodermzellen. Je mehr diese Räume sich ausweiten, muss der Abstand der Körperoberfläche von der im Inneren gelegenen Nahrungsdottermasse

sich vergrössern. Im Allgemeinen sind die Räume der Leibeshöhle von Serum erfüllt; doch verdient hier die Angabe Nusbaum's erwähnt zu werden, dass im vorderen Theile des Embryos von Mysis Nahrungsdottermassen zur Erfüllung der Räume der Leibeshöhle in Verwendung kommen.

4. Entwicklung der äusseren Körperform.

A. Entomostraken.

Bei den Eiern vieler Entomostraken, welche nur in beschränkterer Weise mit Nahrungsdotter versehen sind und deren Embryo vielfach schon in frühen Entwicklungsstadien (als Nauplius) ausschlüpft, entwickelt

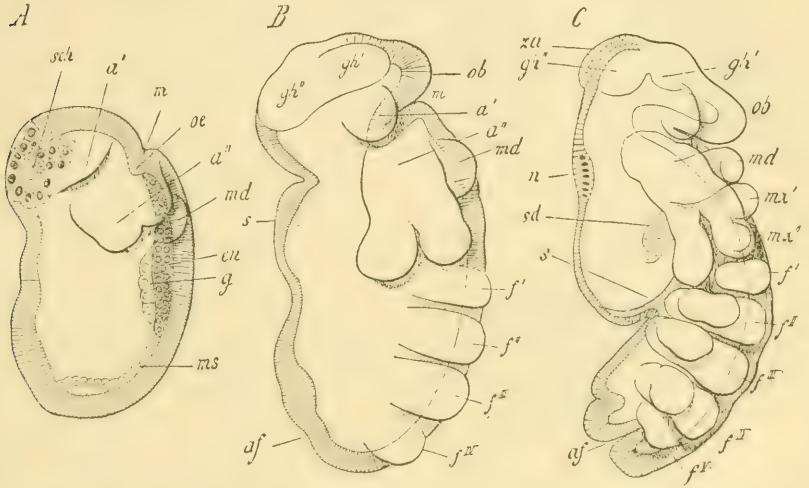


Fig. 249. Drei Embryonalstadien von Moina recticostris in seitlicher Ansicht (nach Grobben), im Anschlusse an die Stadien Fig. 235, pag. 327.

A Naupliusstadium, *B* Stadium mit vier Thoracalfüssen und der ersten Anlage der Schale, *C* Stadium mit fünf Thoracalfüssen und den beiden Maxillenpaaren.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *af* After, *en* Entoderm, f^{I} f^{II} f^{III} etc. erster, zweiter, dritter etc. Thoracalfuss (in Stad. *C* mit Anlage der Kiemensäckchen), *g* Genitalanlage, *gh'* primäres Gehirn, *gh''* secundäres Gehirn, *m* Mund, *md* Mandibel, *ms* Mesoderm, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *n* Nackendrüse, *ob* Oberlippe, *oe* Oesophagus, *s* Schale, *sch* Scheitelplatte, *sd* Schalendrüse, *za* zusammengesetzte Augen.

sich die Körperform des Nauplius durch ganz allmähliche Umbildungen aus der kugeligen Gestalt des Eies. Indem eine Streckung des Eies sich bemerkbar macht, zeigen sich durch quere Einschnürungen die Grenzen der einzelnen Segmente des Naupliuskörpers, während die Extremitäten als Ausstülpungen der Körperoberfläche angelegt werden (Fig. 249 *A*), an denen sowohl das Ectoderm als die darunter liegende Zellmasse des Mesoderms betheiligt ist. Solche Verhältnisse finden wir sowohl an den Embryonen der Branchiopoden, freilebenden Copepoden und Cirripedien, als auch bei gewissen, durch geringen Nahrungsdotter ausgezeichneten Cladoceren-Embryonen (Moina, Grobben) (Fig. 249). An den Embryonen jener Formen, welche über das Naupliusstadium hinaus im Ei verweilen, macht sich mit der Entwicklung der hinteren Körpersegmente und der dieser entsprechenden Streckung des Embryos eine dorsale Einkrümmung

derselben geltend [Apus productus (Brauer), Moina (Fig. 249 *B* und *C*) Grobben]. Hier wird schon frühzeitig an einer der Maxillarregion entsprechenden Stelle die Schalenanlage (*s*) in Form einer Duplicatur des Rückenintegumentes kenntlich.

Anders liegen die Verhältnisse an den dotterreicheren Eiern mancher Cladoceren (so z. B. bei der von Dohrn No. 10 untersuchten Daphnia longispina und auch bei Leptodora nach P. E. Müller No. 12), an denen sich bereits ein gewisser Gegensatz zwischen der ursprünglich an der Ventralseite gelagerten Embryonalanlage und der dorsal aufliegenden Nahrungsdottermasse erkennen lässt. Noch deutlicher tritt dieser Gegensatz an den Embryonen der parasitischen Copepoden (Fig. 250 *A* und *B*) (nach Rathke No. 89 und Van Beneden No. 17) zu Tage, bei denen man bereits deutlich einen kurzen ventralen Keimstreif von einer dorsalen Dottermasse trennen kann.

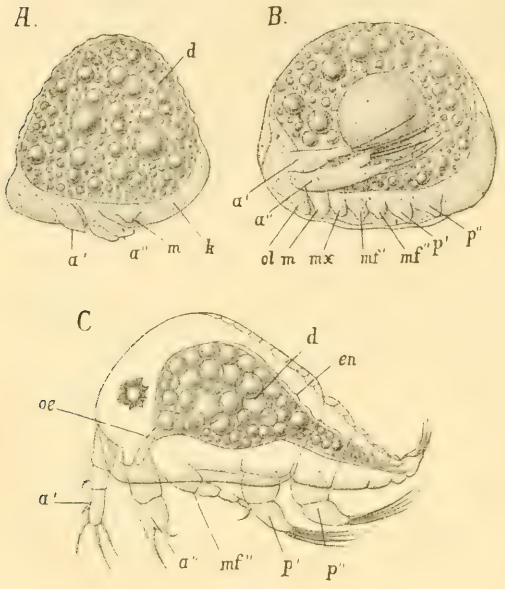


Fig. 250. Drei Entwicklungsstadien parasitischer Copepoden (nach Van Beneden).

A Naupliusstadium von Brachiella Thynni, *B* späterer Embryo mit den Anhängen des ersten Cyclopsstadiums von Anchorella, *C* embryonales Cyclopsstadium von Hessia colorata.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *d* Nahrungsdotter, *en* Entoderm (Mitteldarmwand), *k* Keimstreif, *m* Mandibel, *mx* erste Maxille, *mf'* erster Maxillarfuss, *mf''* zweiter Maxillarfuss, *oe* Oesophagus, *ol* Oberlippe, *p' p''* erstes und zweites Thorax-(Ruder-)fusspaar.

Hinsichtlich der Reihenfolge in der Entwicklung der einzelnen Körpersegmente gilt im Allgemeinen das Gesetz, dass die vordersten Körpersegmente zuerst angelegt werden, während von einer am hinteren Körperende, aber vor dem frühzeitig ausgebildeten End- oder Aftersegmente gelegenen Knospungszone successive neue Körpersegmente geliefert werden. Dementsprechend ist auch die Entwicklung der Extremitätenpaare im Allgemeinen eine von vorne nach hinten fortschreitende, wenngleich in der Zeit des Auftretens der Extremitäten für die einzelnen Körperregionen Unterschiede erkennbar sind. So treten die Naupliusextremitäten häufig gleichzeitig oder in rascher Folge auf, worauf sich das Naupliusstadium meist durch eine Ruhepause (und öfters durch Ausbildung einer Larvencuticula) documentirt, während die Ausbildung der hinteren Extremitätenpaare mehr successive zu erfolgen pflegt. Für die Phyllopoden macht sich, entsprechend der kümmerlichen Entwicklung der Maxillenpaare, im ausgebildeten Zustande ein verspätetes Auftreten derselben im Embryo geltend (Fig. 249 *B* u. *C*) (Zaddach).

B. Arthrostraken und Cumaceen.

Bei den Arthrostraken ist die Stelle des Eies, an welcher sich später die Embryonalanlage ausbildet, häufig schon bei der Furchung durch die daselbst gelegenen kleineren Blastomeren oder die dort stattfindende frühzeitigere Ausbildung des Blastoderms gekennzeichnet. Es

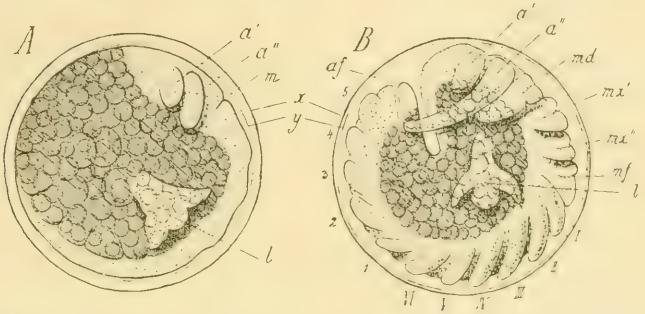


Fig. 251. Zwei Entwicklungsstadien von Asellus in seitlicher Ansicht. Schematisch. *A* Naupliusstadium (nach Van Beneden), *B* älteres Entwicklungsstadium nach Dohrn). *a'* erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *af* After, *l* lappenförmige Anhänge, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *mf* Maxillarfuss, *I—VI* erstes bis sechstes Gangbeinpaar, *1—5* erstes bis fünftes Pleopodenpaar, *m* Mund, *x* Dotterhaut, *y* Blastodermhaut.

entwickelt sich eine anfangs rundliche Keimscheibe, welche sich bald zu einem die ganze ventrale Fläche des Eies bedeckenden und gelegentlich auch an den Enden dorsalwärts übergreifenden Keimstreifen (Fig. 251 *A*) streckt. Das vorderste Ende des Keimstreifs ist durch paarige Ausbreitungen, die Kopflappen (pag. 339 Fig. 246 *O*), gekennzeichnet, welche vorzugsweise die Anlagen der Augen und des Gehirns enthalten, während der Keimstreif selbst bald durch auftretende Querfurchen in die einzelnen Körpersegmente getheilt erscheint (Fig. 251 *B*). Diese Segmentirung, sowie das Auftreten der Gliedmaassenpaare erfolgt auch hier in der Reihenfolge von vorne nach hinten; doch macht sich häufig diese Gliederung in allen Körperregionen fast gleichzeitig bemerkbar. Da der sich in die Länge streckende Keimstreif keinen Raum zur freien Entfaltung besitzt, so treten bald charakteristische Krümmungsverhältnisse zu Tage. Bei den Isopoden wird die ursprüngliche dorsale Krümmung (Fig. 251 *B*) erst gegen das Ende des Embryonallebens mit einer entgegengesetzten Lage vertauscht, während die Amphipoden das letztere Verhalten in frühe Entwicklungsstadien verlegt zeigen und demzufolge während des ganzen Embryonallebens ein ventralwärts eingeschlagenes Abdomen aufweisen (Fig. 252).

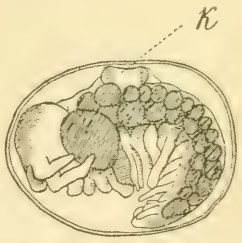


Fig. 252. Embryo eines Amphipoden (Corophium) (nach F. Müller). *K* kugelförmiges Organ.

Während im Allgemeinen die Extremitäten sämmtlich sich fast gleichzeitig anzulegen scheinen, zeigt Asellus, in dessen Embryonalentwicklung mehrfach ursprüngliche Züge erhalten sind, ein durch das Auftreten der beiden Antennenpaare und die Abscheidung einer Larvenhaut charakterisirtes

Naupliusstadium[1]) (Fig. 251 *A*), später treten die Mundtheile und 6 Thoraxbeinpaare und zum Schluss die Abdominalbeinpaare auf (Fig. 251 *B*). Nachdem die Extremitäten angelegt sind, bilden sich hinter dem Munde paarige Höcker (Paragnathen) aus, welche zur Anlage einer zweilappigen Unterlippe werden.

Den für die Ausbildung des Keimstreifs von Asellus beobachteten Verhältnissen schliesst sich Ligia durch das Vorhandensein eines deutlich erkennbaren Naupliusstadiums (pag. 339, Fig. 246) an. An den späteren Stadien der Embryonalentwicklung dieser Form ist vor Allem der Umstand bemerkenswerth, dass die Anlagen der Thoraxextremitäten ursprünglich einen zweiästigen Bau aufweisen (Nusbaum No. 85 a), so dass die definitiven Gangbeine aus diesen unter Rückbildung des Aussenastes hervorgehen, ein Verhalten, welches in Uebereinstimmung mit dem Vorhandensein rudimentärer Exopoditen an den zwei vordersten Thoraxbeinpaaren der Scheerenasseln (Anisopoden) für die Ableitung der Isopoden und somit aller Arthrostraken von schizopodenähnlichen Vorfahren spricht.

Es scheint ein sämmtlichen Isopoden zukommendes Verhalten zu sein, dass von den 7 Gangbeinpaaren (Thoraxbeinpaaren) das letzte im Embryo unterdrückt ist und erst nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei angelegt wird. Die Ausbildung ähnlicher Larvenhäute, wie die für den Nauplius von Asellus erwähnte, ist ein bei den Arthrostraken sehr weit verbreitetes Vorkommen.

Von der angeführten Regel, dass der Keimstreif der Isopoden in den ersten Stadien eine dorsale Krümmung aufweist, macht der von Bullar (No. 81) studirte Embryo von Cymothoa nur eine scheinbare Ausnahme. Der an der Ventralseite des hier sehr grossen, dotterreichen Eies gelegene Keimstreif zeigt in dem hauptsächlichsten Verlauf seiner ganzen Ausdehnung dieselbe dorsale Krümmung wie bei den übrigen Isopoden. Nur das hinterste Ende (Anlage des Telson) ist ventralwärts umgeschlagen.

Bei dem in späteren Stadien zunehmenden Breitenwachsthum rücken die lateralen Parthien des Keimstreifs an dem dorsal aufliegenden Nahrungsdotter empor und geben so zur Ausbildung der Seitentheile des Embryos Veranlassung. Die gleiche Wachsthumstendenz führt schliesslich zur Vereinigung der Seitenränder des Keimstreifs in der dorsalen Mittellinie, wodurch die Aufnahme der Nahrungsdottermasse in das Innere des Embryos vollendet wird. Man beachte, dass hierbei jener Theil des Ectoderms, welcher früher die dorsale Nahrungsdotteranhäufung bedeckte, auf einen kleineren Raum zusammengedrängt wird und schliesslich der Rückbildung anheimfällt. Hiermit scheint die Ausbildung eines in der Dorsalregion des Embryos bei vielen Arthrostraken sich entwickelnden Organes in Zusammenhang zu stehen, welches von Meissner für Gammarus entdeckt und als Micropylapparat beschrieben, später bei zahlreichen Amphipoden und einigen Isopoden aufgefunden wurde und als kugelförmiges Organ oder Dorsalorgan die mannigfachsten Deutungen erfahren hat. Bei den Amphipoden entwickelt sich das Dorsalorgan zur Zeit der Ausbildung des Keimstreifs als eine dorsal gelegene, scheibenförmige Blastodermverdickung (Fig. 252 *K*), welche nach Innen gegen den Dotter vorspringt und nach Ausbildung der Larvenhaut eine besondere Adhärenz an diese zeigt. Hier soll in

[1]) Während die älteren Beobachter an dem Naupliusstadium von Asellus das Vorhandensein einer Mandibularanlage nicht erkennen konnten, gelang es Poas (No. 3 des Litt. Verz. über die Crustaceen-Metamorphose) an einigen Individuen die Anwesenheit einer solchen nachzuweisen.

derselben eine Durchbohrung sich entwickeln (Micropyle), während die mittleren Parthien der Scheibe sich zur Bildung einer kleinen Höhlung einstülpen (Fig. 253). In späten Stadien der Embryonalentwicklung, wenn die Ausbildung des Herzens unter dem Dorsalorgan vor sich geht, wird dasselbe rückgebildet, indem Mesodermzellen zwischen seine Zellen einwandern und wahrscheinlich an der Auflösung des Dorsalorganes activen Antheil nehmen (Rossijskaya No. 72).

Ein derartig entwickeltes Dorsalorgan wurde von Fr. Müller für zahlreiche Amphipoden nachgewiesen; doch wurde es in ähnlicher Ausbildung auch bei Isopoden (Fig. 253) beobachtet (bei Cymothoa von Claus und Bullar No. 81, bei Praniza von Dohrn). Von Interesse ist unter den Amphipoden die Gattung Orchestia, deren Dorsalorgan ursprünglich asymmetrisch einem Seitenrande des Keimstreifs angelagert sich entwickelt und erst später nach der dorsalen Mittellinie rückt (Uljanin No. 75, Rossijskaya No. 72). —

Eine andere Entwicklungsform des Dorsalorgans zeigt sich bei Oniscus (Dohrn No. 83, Bobretzky No. 80), bei welcher Form die Zellen eines grösseren Bereiches sich zur Bildung einer der Larvenhaut adhärenten, sattelförmigen Platte (pag. 341, Fig. 248 *A*, *do*) verdicken. Letztere wird im Verlauf der weiteren Entwicklung durch eindringende Hautfalten immer mehr vom Embryo abgeschnürt, welcher schliesslich mit derselben nur mehr durch einen dünnen Strang verbunden ist. Zum Schluss scheint diese Platte unter Lösung dieser Verbindung dem Zerfall entgegengeführt zu werden. Ein ähnliches Dorsalorgan findet sich bei Ligia (Fr. Müller No. 4, Rosalie Nusbaum No. 39).

Fig. 253. Schematischer Querschnitt durch den Embryo von Cymothoa (nach Bullar, aus Balfour's Handbuch).
Unten der quergetroffene Keimstreif, oben das Dorsalorgan.

Ein Dorsalorgan, welches dem der Amphipoden ähnlich ist, wurde bei den Cumaceen (Dohrn No. 36) beobachtet. Bei Mysis ist es ursprünglich paarig entwickelt (vgl. unten pag. 353, Fig. 254 *d*). Ebenso dürften die bei Tanais gefundenen (Fr. Müller No. 4) paarigen, mit der Larvenhaut zusammenhängenden Scheibenwülste hierauf zu beziehen sein. Unter den Decapoden findet es sich in sehr rudimentärer Form bei Crangon (Kingsley No. 53) und vielleicht (?) auch bei Pandalus und Palinurus (Dohrn No. 45), sowie bei Homarus (Herrick No. 50).

Unter den verschiedenen Deutungen, die man diesem embryonalen Organ hat zukommen lassen, hat die von Fr. Müller (No. 4) ausgesprochene, später von Grobben (No. 11) eingehender begründete, am meisten Anklang gefunden. Hienach hätten wir in dem Dorsalorgan den embryonalen Ueberrest eines bei den Jugendstadien der Phyllopoden fungirenden, theilweise sich zeitlebens erhaltenden Anheftungsorganes, der sog. Nackendrüse (Fig. 249 *C*, *n*) vor uns. Eine solche Nackendrüse wurde von Grobben und Urbanovicz auch bei Copepoden (Cyclops, Ergasilus) und von Grobben bei Euphausia vorgefunden. Wenn auch der Vergleich mit der Nackendrüse viel Wahrscheinlichkeit zu haben scheint, so dünkt uns doch die Homologie beider Bildungen noch nicht völlig

sicher gestellt. Es ist die Möglichkeit, die wir oben andeuteten, nicht ausgeschlossen, dass in dem Dorsalorgan bloss die Involutionsform des den Nahrungsdotter bedeckenden Blastodermtheils vorliegt. Die Involution würde sich dann bei dem Amphipoden-Typus durch Einstülpung, bei dem Oniscus-Typus durch Amputation einleiten. Diese Vorgänge haben vielleicht in der Bildung des Rückenorgans bei den Insecten ihre Analoga.

In die Reihe der mit dem Dorsalorgan zu homologisirenden Bildungen wurden vielfach auch die paarigen, lappenförmigen Anhänge (Fig. 251 *l*) der Asellus-Embryonen gestellt, deren wahre Bedeutung erst durch Claus (No. 82) unter Vergleich der von ihm beobachteten Jugendstadien von Apseudes klargestellt wurde. An letzteren beobachten wir der Maxillarregion zugehörende, flügelförmige Integument-Duplicaturen, die Anlagen einer über eine kleine Athemhöhle sich ausdehnenden Schale, unter welcher die Taster der vorderen Maxille und die schwingende Epipodiallamelle des Maxillarfusses zu liegen kommen. Bei Asellus ist diese Schalenduplicatur auf ein dreilappiges Rudiment reducirt, welches — wie schon Rathke (No. 88) annahm — als embryonale Kieme fungiren dürfte.

Die soeben herangezogenen Anisopoden (Tanais, Apseudes) schliessen sich in der Conformation ihres Embryos am nächsten den Isopoden an, mit denen sie die dorsale Einkrümmung und das Fehlen des 7. Brustbeinpaares gemein haben. Dagegen mangeln den aus dem Ei schlüpfenden Jungen noch sämmtliche Abdominalbeinpaare mit Ausnahme der des letzten (6.) Paares, ein Verhalten, wodurch sie sich den Cumaceen nähern (Fr. Müller No. 4, Claus No. 78). Dass die paarigen, von Fr. Müller am Tanais-Embryo beobachteten Scheibenwülste wahrscheinlich auf das Dorsalorgan zu beziehen sind, haben wir oben (pag. 351) erwähnt.

Auch die Embryonen der Cumaceen schliessen sich durch ihre dorsale Einkrümmung, durch das Fehlen des 7. Brustbeinpaares und durch ein (wohl dem von Cymothoa ähnliches) Dorsalorgan den Isopoden an. Wie bei den Anisopoden besitzt der ausschlüpfende Embryo bloss ein (das 6.) Abdominalbeinpaar.

C. Leptostraken, Schizopoden, Decapoden.

Zwei Momente sind es, durch welche die Embryonalentwicklung dieser Gruppen im Allgemeinen beeinflusst wird: 1) die in den meisten Fällen sehr beträchtliche Ansammlung von Nahrungsdotter, wodurch die Grösse des Eies und die in den ersten Stadien völlig flächenhafte Ausbreitung der Embryonalanlage bedingt ist und 2) die allmähliche Entwicklung des gestreckten Keimstreifs aus einer ursprünglich kurzen, aus wenigen Segmenten bestehenden Anlage (deutliche Ausprägung des Naupliusstadiums).

Ueber die vermuthlich sehr ursprüngliche Verhältnisse aufweisende Entwicklung des Larvenkörpers in den Eiern jener Gattungen, welche das Ei als Naupliusform verlassen (Euphausia, Penaeus, Lucifer) ist bisher nichts Näheres bekannt geworden.

Wir können die Entwicklung von Mysis zum Ausgangspunkte unserer Darstellung nehmen, indem wir vor Allem den Angaben von E. van Beneden (No. 37) und Nusbaum (No. 39) folgen. Die Eier von Mysis entwickeln sich (wie die der Cumaceen und Arthrostraken) in einer von Epipodiallamellen der Brustbeine überdeckten Bruttasche. Die erste Entwicklung des Embryos geht hier von derselben Stelle aus, von

welcher die Bildung des Blastoderms ihren Ursprung nahm und welche dem hinteren Theile der späteren Ventralfläche entspricht. Wenn die Bildung des Blastoderms durch Entwicklung einer rundlichen Scheibe eingeleitet wurde, so zeigt sich bei fortschreitender Weiterentwicklung

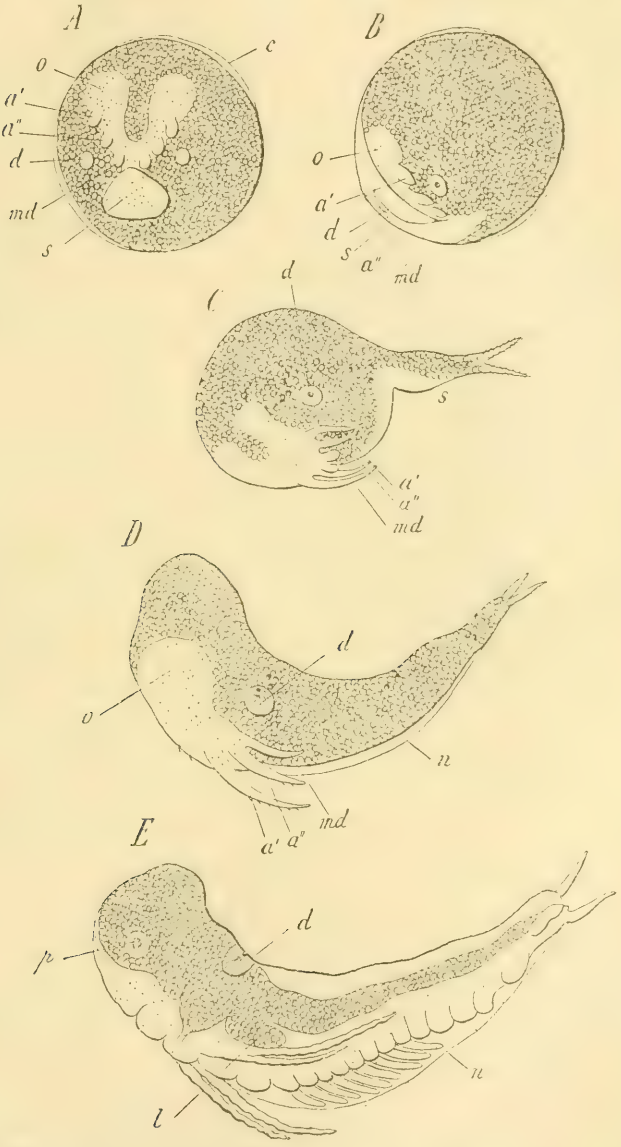


Fig. 254. Fünf Embryonen von Mysis (nach Nusbaum).

A jüngstes Naupliusstadium, *B* älteres Naupliusstadium im Profil, *C* Nauplius nach Abstreifung der Dotterhaut im ¾ Profil, *D* späteres Naupliusstadium mit der Naupliushaut (*n*), *E* Larve mit Thoraxbeinen.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *c* Dotterhaut, *d* Dorsalorgan, *md* Mandibel, *n* Naupliushaut, *o* Augenlappen, *p* Anlage des zusammengesetzten Auges, *s* Schwanzabschnitt.

der Keimhaut eine ähnliche rundliche Blastodermverdickung (Keimscheibe), welche die erste Embryonalanlage darstellt, jedoch bald in drei Lappen zerfällt, von denen der mittlere, etwas nach hinten gelegene die Anlage des Schwanzabschnittes darstellt, während die paarigen, seitlichen Lappen die Anlagen des Keimstreifs repräsentiren. Letztere wachsen thatsächlich bald in zwei nach vorne divergirende Streifen aus, an denen die Anlagen der Nauplius-Extremitäten als rundliche Höcker hervorsprossen (Fig. 254 *A*). Das verbreiterte Vorderende (*o*) dieser paarigen Keimstreifhälften entspricht den Kopflappen des Entomostraken- und Arthrostraken-Keimstreifs. Da sich hier aus ihnen ausschliesslich die Anlage des zusammengesetzten Auges und des Ganglion opticum entwickelt, so wollen wir sie mit dem präciseren Namen: Augenlappen bezeichnen. Zu beiden Seiten dieses kurzen Keimstreifs, ungefähr in der Höhe zwischen dem ersten und zweiten Antennenpaar liegt die scheibenförmige, paarige Anlage des Dorsalorgans (*d*). Die plattenförmige Anlage des Schwanzabschnittes (*s*) wird nach vorne durch eine quere Einsenkung begrenzt (Abdominalfalte). Letztere wird bald von dem nach vorne in zwei Zipfel auswachsenden hinteren Körperende (Fig. 254 *B, s*) überdeckt. Wir gelangen auf diese Weise zu einem Naupliusstadium mit ventralwärts eingeschlagenem Schwanzabschnitt (Fig. 254 *B*).

Nach Erreichung dieses Stadiums wird die Dotterhaut gesprengt, gleichzeitig aber eine neue Cuticula (die Naupliushaut) abgesondert. Der Embryo liegt nun frei in der Bruthöhle, bloss von der ziemlich lose anliegenden Nauplius cuticula umhüllt. Das Abdomen hat sich mittlerweile gestreckt (Fig. 254 *C*) und füllt sich immer mehr und mehr durch die sich gleichmässiger im Inneren vertheilenden Nahrungsdottermassen (Fig. 254 *D*), während die Gesammtkörperform schliesslich eine deutliche dorsale Krümmung annimmt. Wir können nun (wie bei den Arthrostraken) einen ventralen Keimstreif von der dorsal aufliegenden Nahrungsdottermasse unterscheiden. Letztere zeigt besonders im Kopftheile eine beträchtliche Anschwellung. Es werden nun die hinteren Parthien des Embryos deutlicher segmentirt. Von den Gliedmassen treten zunächst die Mundtheile und Thoraxbeinpaare gleichzeitig auf (Fig. 254 *E*), während die Anlage der Abdominalbeine in ein späteres Stadium fällt. Während dieser Umwandlungen haben sich die scheibenförmigen Dorsalorgane in der Mittellinie des Rückens vereinigt und weisen, indem sich eine Einstülpung daselbst etablirt, jetzt nach Lage und Form Verhältnisse auf, welche dem Dorsalorgan der Amphipoden vergleichbar sind.

Der Embryo von Nebalia erinnert nach Metschnikoff's (No. 33) Darstellung sehr an die Gestaltung desjenigen von Mysis. Auch hier haben wir das ventralwärts eingekrümmte Naupliusstadium, sowie die nach dem Verlassen der Eihaut erfolgende Streckung und dorsale Einkrümmung etc. Doch ist — wie es scheint — das Vorhandensein eines Dorsalorgans für diese Form bisher nicht beobachtet (vgl. unten pag. 440).

Von den für Mysis geschilderten Verhältnissen unterscheiden sich die Eier der Decapoden hauptsächlich durch die Körperhaltung, indem hier die dem Nauplius von Mysis anfangs zukommende ventrale Einkrümmung (das ventralwärts eingeschlagene Abdomen) auch noch viel späteren Stadien, bis zum Ausschlüpfen der Larven, erhalten bleibt, was mit dem viel später erfolgenden Zerreissen der Eihüllen in Zusammenhang steht. Im Uebrigen sind die Entwicklungsvorgänge sehr ähnliche. Bei Astacus, in dessen Entwicklung wir durch die Beobachtungen von

Rathke (No. 63), Lereboullet (No. 58), Bobretzky (No. 41) und Reichenbach (No. 64, 65) sehr genauen Einblick gewonnen haben, machen sich nach Ausbildung des Blastoderms die ersten Embryonalanlagen in der Gestalt von fünf aus einer einfachen Zellschichte bestehenden Blastodermverdickungen (Fig. 255) bemerkbar. Von diesen entspricht das vordere Paar (*K*) den Augenanlagen von Mysis und kann auch hier als Augenlappen bezeichnet werden; das hintere Paar (*TA*) mehr einander genäherter Bildungscentren entspricht der unpaaren Schwanzanlage von Mysis. Da hier nicht bloss die Segmente des Abdomens, sondern auch Brustsegmente an dem ventralwärts eingeschlagenen Körpertheile angelegt werden, so bezeichnen wir diese Scheiben als die Thoracoabdominalanlagen. Die hinterste unpaare Scheibe ist die Entodermscheibe (*ES*). Vor dieser finden wir eine Stelle, an welcher durch rege Zellproliferation Zellen geliefert werden, welche unter der Blastodermzellschicht sich ausbreiten; es ist die Bildungsstelle des Mesoderms (*BM*). Während nun durch Entwicklungsvorgänge, welche wir oben genauer geschildert haben (pag. 331 u. ff.), die Einstülpung der Entodermscheibe und der allmählich sich vollziehende Verschluss des Gastrulamundes erfolgt, rücken die Thoracoabdominalanlagen zur Bildung einer unpaaren Platte (Fig. 256 *TA*) zusammen, in deren Mitte sich bald die Aftereinstülpung (*A*) erkennen lässt. Der vordere Rand dieser Platte wird bald durch eine sich daselbst geltend machende quere Einsenkung (die Schwanzfalte) schärfer markirt, welche im Verlauf der weiteren Entwicklung sich tiefer und schräg nach hinten einsenkt. Indem gleichzeitig die Thoracoabdominalplatte über diese Einsenkung nach vorne auswächst, kommt es zur Ausbildung eines längeren, ventralwärts eingeschlagenen, der übrigen Embryonalanlage dicht anliegenden, hinteren Körperabschnittes (Fig. 257 u. 240 *B* auf pag. 333).

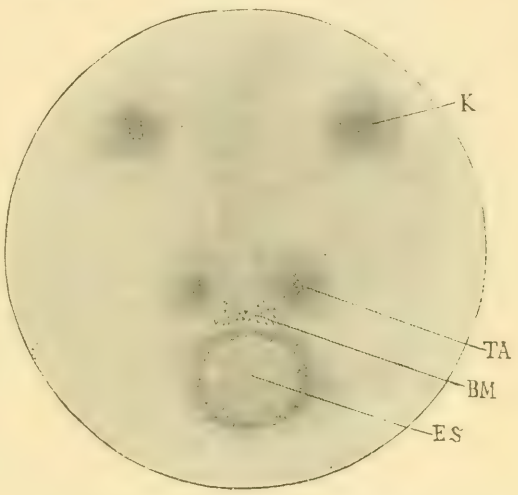


Fig. 255. Kugelabschnitt des Eies mit Embryonalanlage von Astacus fluviatilis (nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch).

BM Bildungszone des Mesoderms, *ES* Entodermscheibe, *K* Kopflappen (Augenanlage), *TA* Thoracoabdominalanlagen.

Während sich diese Vorgänge in der hinteren Körperhälfte vollziehen, machen sich jederseits in einem die Augenlappen mit der Thoracoabdominalanlage verbindenden Streifen regere Wachsthumsprocesse geltend (paarige Anlage des Keimstreifs), welche schliesslich zur Ausbildung von drei Extremitätenpaaren (Naupliusgliedmassen) führen (Fig. 256). Von diesen treten nach Bobretzky und Reichenbach die Mandibeln etwas früher auf, als die beiden Antennenpaare. Die mittlere Region zwischen

diesen Anlagen zeigt längere Zeit die Charaktere des unveränderten Blastoderms, doch macht sich bald in dem vorderen Abschnitte eine unpaare Aufwulstung als Anlage der Oberlippe (*l*) und die dahinter gelegene Vorderdarmeinstülpung geltend, während an der Innenseite der Extremitätenanlagen die zugehörigen Ganglienpaare (ga_2, *gm*) als Ectodermverdickungen erkennbar sind. Mit dem so erreichten Naupliusstadium begrenzt sich ein natürlicher Abschnitt der Embryonalentwicklung des Flusskrebses, was auch durch die Entwicklung einer Larvenhaut (Nauplius-Cuticula) angedeutet ist.

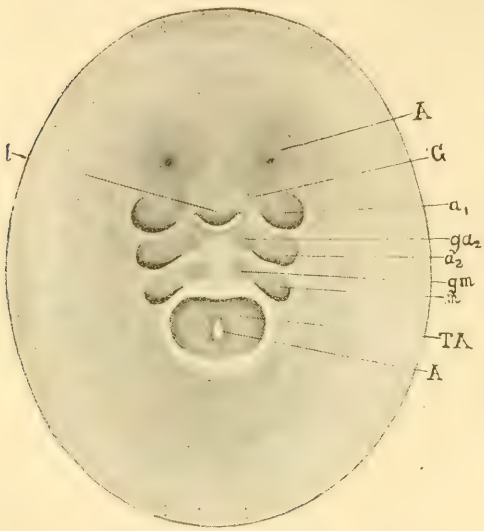


Fig. 256. Embryo im Naupliusstadium von Astacus fluviatilis (nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch).

A (vorne) Augenanlage, a_1 a_2 erste und zweite Antenne, *G* Gehirnganglion, ga_2 Antennenganglion, *gm* Mandibelganglion, *m* Mandibel, *l* Oberlippe, *TA* Thoracoabdominalanlage, *A* (in *TA* gelegen) After.

Es ist zu bemerken, dass in dem Naupliusstadium die einzelnen Theile des Embryos einander näher liegen, als bei ihrer ersten Anlage (vgl. die bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Figg. 255 und 256). Eine solche Zusammenziehung der Embryonalanlage scheint bei Decapoden in diesen Stadien ganz allgemein vorzukommen.

Das Naupliusstadium der übrigen Decapoden entwickelt sich im Allgemeinen in ganz ähnlicher Weise, wie bei Astacus. Doch tritt in den meisten Fällen die Embryonalanlage erst nach erfolgtem Verschluss des Gastrulamundes zu Tage; wir finden dann in der nächsten Umgebung des verschlossenen Blastoporus eine unpaare rundliche Vorwölbung, in welcher wir die Anlage des hinteren Körperendes erkennen, welches demnach hier nicht, wie bei Astacus, paarig angelegt wird. Letztere können wir bei den Loricaten nach den Beobachtungen von Dohrn (No. 45), wie bei Astacus, als Thoracoabdominalanlage bezeichnen, während sie in anderen Fällen ausschliesslich Segmenten des Abdomens den Ursprung zu geben scheint. Frühzeitig gewinnt diese Anlage paarige nach vorne ziehende, flügelförmige Auswüchse, welche die Verbindung mit den inzwischen kenntlich gewordenen Augenlappen herstellen. Im Bereich dieser Verbindungsstränge machen sich dann die Anlagen der Nauplius-Extremitäten bemerkbar.

Eine quere Vorwölbung, welche die hinteren Parthien der Augenlappen mit einander verbindet, wird zur Anlage der Oberlippe, hinter welcher bald die Vorderdarmeinstülpung zu erkennen ist. Letztere liegt in der Regel in dem Raume zwischen dem ersten und zweiten Antennenpaare; doch wird von Kingsley für Crangon die ursprünglich postorale Lagerung des ersten Antennenpaares ausdrücklich hervorgehoben. Paarige, nahe dem hinteren Rande der Mundöffnung auftretende Vorwölbungen machen sich als Anlagen der Paragnathen, eine Art zweilappiger Unterlippe bildend, bemerkbar.

Die späteren Stadien (Fig. 257, 258 und 260) sind durch das Anwachsen der Thoracoabdominalanlage, an welcher bald ein Zerfall in Segmente deutlich wird, sowie durch die Entwicklung der hinteren Extremitätenpaare, die in der Reihenfolge von vorne nach hinten hervorsprossen, charakterisirt. Gleichzeitig macht sich an den zuerst angelegten, vorderen Extremitäten die Ausbildung der typischen zweiästigen Form und eine weitere, der zu entwickelnden Gestalt entsprechende Gliederung bemerkbar. (Ueber die in den einzelnen Gruppen der Decapoden sehr variirende Zahl und Gestalt der Extremitäten an der aus dem Eie schlüpfenden Larve siehe unten pag. 445 unter: Metamorphose der Decapoden.) Die Augenanlagen gewinnen an Selbstständigkeit, indem sie sich vorwölben und allmählich von ihrer Unterlage abheben, so dass die keulenförmige Gestalt des Stielauges in der Anlage kenntlich wird. (Fig. 258.)

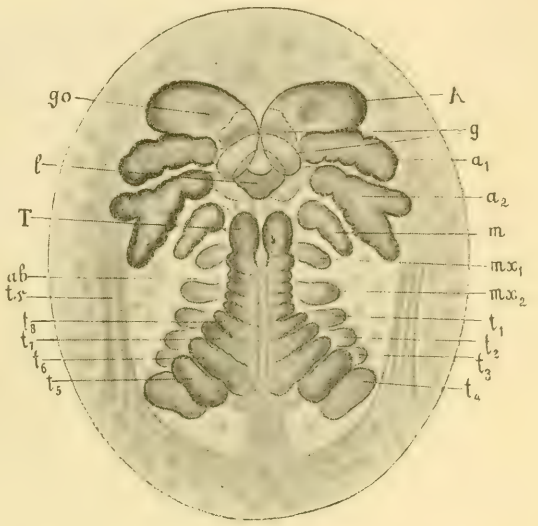


Fig. 257. Embryo von Astacus fluviatilis mit den Anlagen der Thoracalfüsse (nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch).

A Augen, a_1 a_2 erste und zweite Antenne, *ab* Abdomen, *g* Gehirnanlage (Procerebrum + Antennularganglion), *go* Ganglion opticum, *l* Oberlippe, *m* Mandibel, mx_1 mx_2 erste und zweite Maxille, *T* Telson, t_1-t_8 Thoralfüsse (t_1-t_3 Maxillarfüsse, t_4-t_8 Gangbeine), *ts* Thoracalschildanlage.

Wichtige Veränderungen betreffen das hintere Körperende. Wir müssen an diesem ein frühzeitig ausgebildetes End- oder Aftersegment (Fig. 257, 258 *T*) von einer vor demselben (an dem Embryo aber weiter nach hinten) gelegenen, aus grossen Zellen bestehenden Knospungszone unterscheiden. Während die Afteröffnung ursprünglich an jener Fläche des Endsegmentes zur Anlage kam, welche später zur dorsalen sich entwickelt, rückt dieselbe an dem bald zweilappig gestalteten Endsegmente in die Bucht zwischen beiden Lappen und durch diese allmählich auf die spätere Ventralseite, wodurch das definitive Lagerungsverhältniss erreicht ist.

Dicht hinter der Thoracoabdominalanlage, an jener Stelle, wo dieselbe mit dem übrigen Körper zusammenhängt, kann man in späteren Stadien eine Anhäufung von Mesodermzellen als erste Anlage des Herzens erkennen (vgl. Fig. 240, 241, *h* pag. 333, 334).

Die Thoracoabdominalanlage ist in frühen Stadien (Fig. 256) wie von einem hellen Hof umgeben, welcher nach aussen von dichter gestellten Blastodermzellen umgrenzt ist. Letztere heben sich später zu einer besonders in den seitlichen Theilen deutlich werdenden Falte

empor, der ersten Anlage des Thoraxschildes (Fig. 257 *ts*). Jener helle Hof ist demnach auf die Anlage der Kiemenhöhle zu beziehen.

Eine merkwürdige, als dorsale Scheibe dem Embryo aufliegende Anlage des „Carapax" wurde von Ischikawa für frühe Stadien von Atyephyra angegeben.

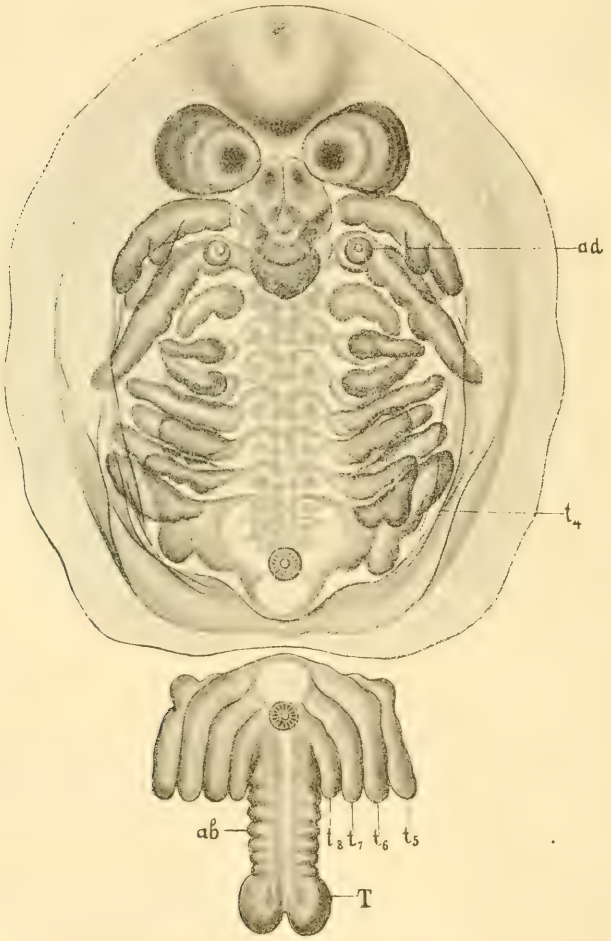


Fig. 258. Embryo von Astacus fluviatilis mit den Anlagen sämmtlicher Gliedmassenpaare (vgl. Fig. 260 pag. 362) (nach Reichenbach, aus Lang's Lehrbuch). Das in Wirklichkeit ventralwärts eingeschlagene Thoracoabdomen ist lospräparirt und zurückgeschlagen.

ad Antennendrüse, *ab* Abdomen, t_4 erstes Gangbeinpaar (Scheerenfuss), t_5-t_8 zweites bis fünftes Gangbeinpaar, *T* Telson.

Die Entwicklung der Decapoden ist hauptsächlich durch den Umstand charakterisirt, dass die ganze Nahrungsdottermasse der Dorsalseite des vorderen Körperabschnittes angehört, während die Thoracoabdominal-

anlage des Nahrungsdotters entbehrt. Noch in späten Stadien, an denen die Form des ausschlüpfenden jungen Thieres bereits völlig angelegt ist, erscheint das Kopfbruststück durch den Nahrungsdotter kugelig aufgetrieben.

5. Organbildung.

Unsere Kenntniss über die Entwicklung der einzelnen Organe im Embryo der Crustaceen ist noch eine ziemlich beschränkte. Am eingehendsten sind die Verhältnisse bei den Decapoden durch die Untersuchungen von Bobretzky (No. 41), Reichenbach (No. 64, 65) und Kingsley (No. 52—55) bekannt geworden. In zweiter Linie kommen die Beobachtungen von Nusbaum (No. 39) an Mysis, Bobretzky (No. 80) und Nusbaum (No. 85) an Oniscus, Grobben (No. 11, 21) an Moina und Cetochilus, Claus (No. 8, 9) an Branchipus und Apus und andere in Betracht.

A. Aeussere Haut.

Indem die oberflächliche, ectodermale Zellschicht des Embryos an ihrer Aussenseite das cuticulare Chitinscelet der Larve zur Ausscheidung bringt, gewinnt sie allmählich die Charaktere der als Hypodermis zu bezeichnenden Matricalschicht dieses Exosceletes. Es wurde neuerdings von T. Tullberg für den Hummerpanzer nachgewiesen, dass die Entstehung dieses Chitinsceletes auf eine directe Umbildung (Chitinisirung) des Zellleibes zurückzuführen sei. Es ist von Interesse, dass die Hypodermiszellen nicht bloss die Fähigkeit haben, sich in ihrem äusseren der Körperoberfläche zugewandten Theile in Chitinsubstanz umzuwandeln, sondern dass auch gelegentlich ihre basalen Theile eine derartige Modifikation erfahren. So hat Reichenbach beobachtet, dass bei Astacus einzelne Hypodermiszellen, sich nach Innen verlängernd, zu chitinisirten Balken und Pfeilern auswachsen, welche zum Theil als Stützen des Panzers, zum Theil als Ansatzstellen der Muskelgruppen functioniren. Im einzelnen Falle ist es oft unmöglich zwischen solchen eingewucherten Ectodermparthien und wirklichem Bindegewebe zu unterscheiden. In sehr reicher Entwicklung wurde dies dem Ectoderm zugehörige, chitinisirte innere Stützgewebe von Claus (No. 9) bei Branchipus angetroffen.

B. Endoscelet.

Zu einer umfangreicheren Ausbildung innerer Chitintheile führen Einfaltungen und Einstülpungen der äusseren Haut. So entwickeln sich jene röhrenförmigen, in ihrem Inneren chitinisirten Einwucherungen, welche, den wichtigeren Muskeln zum Ansatz dienend, als Chitinsehnen bezeichnet und zum Theil sogar — wie Baur für den Mandibularmuskel von Astacus nachwies — bei der Häutung erneuert werden. Eine besonders umfangreiche, aus einer Ectodermeinstülpung sich entwickelnde (Reichenbach) chitinige Sehnenbildung dieser Art findet sich bekanntlich auch im vorletzten Scheerenglied des Flusskrebses. In ähnlicher Weise als Einstülpung der äusseren Haut entwickelt sich nach Bobretzky (No. 41) das die Thoraxganglien bei Astacus überbrückende innere Sternalscelet durch einen Einfaltungsprocess der inneren Wand der Kiemenhöhle. Für Oniscus konnte Nusbaum (No. 85) die Entstehung eines ganz übereinstimmenden, die Ganglienkette im Thoraxabschnitt

überdeckenden, chitinösen Diaphragmas aus paarigen seitlichen Ectodermeinstülpungen beobachten. Als Ectodermeinstülpung entsteht auch die halbkugelige, chitinöse Gelenksfalte an dem beweglichen Auge der Cladoceren und der meisten Branchiopoden (Grobben).

C. Nervensystem.

Obgleich wahrscheinlich einer einheitlichen Anlage zugehörig[1]) müssen das obere Schlundganglion (Gehirn) und die Bauchganglienkette bei der Darstellung getrennt behandelt werden. Das gesammte Centralnervensystem wird als Ectodermverdickung angelegt. Schon in frühen Stadien erkennt man an der Innenseite der Extremitätenanlagen paarige Ectodermverdickungen, welche die Anlagen des dem entsprechenden Segment zukommenden Ganglienpaares der Bauchganglienkette repräsentiren. Die aufeinanderfolgenden Ganglienpaare stehen jedoch durch verdickte Ectodermstreifen, den Anlagen der Längscommissuren, unter einander in Verbindung, so dass man als erste Anlage der Bauchganglienkette zwei längsverlaufende Ectodermwülste „Primitivwülste" (Hatschek) annehmen kann (Fig. 259 *pw*), welche segmentweise Anschwellungen (Ganglienanlagen) zeigen und durch die mediane Primitivrinne (*pr*) getrennt sind. Im Verlauf der weiteren Entwicklung (Fig. 259 *B*) vollzieht sich im Bereich der Primitivwülste eine Spaltung, durch welche die oberste Schichte derselben (welche sich nun zur Hypodermis (*h*) dieser Region umwandelt) von den tieferen Schichten abgetrennt wird. Letztere repräsentiren nun als Seitenstränge (*s*) die Anlage des Bauchmarks. Reichenbach, auf dessen Schilderung der Entwicklung des Nervensystems von Astacus wir uns vor Allem stützen, konnte den Nachweis erbringen, dass in die Bildung jedes Ganglienpaares der Bauchkette ausser dem entsprechenden Theil der Seitenstränge auch noch eine unpaare, mediane Einstülpung (*m*) eingeht, welche auf die Primitivrinne zurückzuführen ist und als Mittelstrang bezeichnet wird. Es steht dies mit den zuerst von Hatschek für die Bauchganglienkette der Insekten gemachten Angaben in Uebereinstimmung.

Die Seitenstränge zeigen ursprünglich eine ziemlich einheitliche Zusammensetzung aus embryonalen Zellen. In späteren Stadien jedoch (Fig. 259 *B*) kann man auch an ihnen complicirtere Verhältnisse erkennen, insoferne der Querschnitt eine Zusammensetzung aus drei Parthien erkennen lässt. Bald kann man an dem innersten (oder basalen) Theil die ersten Anfänge der Bildung von Nervenfasern (*f*) erkennen, welche als zwei längsverlaufende Bündel unter den Seitensträngen hinlaufen und mit feinsten Ausläufern der zu Ganglienzellen sich umwandelnden Zellen der Seitenstränge in Verbindung

[1]) Die Angaben der meisten Autoren stimmen darin überein, dass bei den Crustaceen die Anlage des Gehirns von ihrem ersten Auftreten an nach hinten mittelst paariger Ectodermverdickungen (Anlagen der Schlundcommissur) in die Primitivwülste der Bauchganglienkette übergeht. Doch steht diese Ansicht nicht ohne Widerspruch da. So sei z. B. erwähnt, dass nach Urbanowicz bei Cyclops (No. 23) das Gehirn und ein unteres Schlundganglion unabhängig von einander auftreten und erst später durch die Entwicklung der Schlundcommissuren mit einander verbunden werden. Eine solche Beobachtung würde noch nicht als directer Beweis für die Anschauungen Kleinenberg's über die ursprünglich gesonderte Anlage dieser beiden Theile des Centralnervensystems (vgl. oben pag. 190 u. 191) zu verwerthen sein, denn es ist erklärlich, dass die Anlagen der massigeren Theile des Centralnervensystems früher als Ectodermverdickungen bemerkbar werden, während die Anlagen der gracileren Parthien (z. B. der Schlundcommissur) erst später deutlich zu erkennen sind.

stehen. Ausser diesen paarigen Faserbündeln findet sich in der Anlage jedes Ganglienpaares auch eine unpaare Ansammlung von Fasersubstanz, welche vielleicht dem Mittelstrang entstammt und zur Bildung der Quercommissuren Anlass giebt. Frühzeitig erhalten die Seitenstränge von Seite des umgebenden embryonalen Gewebes eine mesodermale Hülle, welche nach Reichenbach das Neurilemm darstellt und mit ihren Fortsätzen nicht nur in das Innere der Ganglienparthien, sondern sogar der centralen Fasermasse vordringt. Das Auftreten der Fasermassen an der inneren oder basalen Seite der Seitenstränge hat wahrscheinlich die Bedeutung einer ontogenetischen Recapitulation eines ursprünglichen Zustandes, bei welchem das gesammte Nervensystem als epitheliale Bildung die Fasermassen an der basalen Seite zur Entwicklung brachte.

Schon in ganz frühen Stadien konnte Reichenbach an den Ganglienanlagen grössere und kleinere Zellen von verschiedenem, histologischem Charakter unterscheiden. Diese Trennung ist auch im ausgebildeten Zustande zu erkennen. Aus den grösseren Elementen (Fig. 259 *B*, *g*) gehen die so-

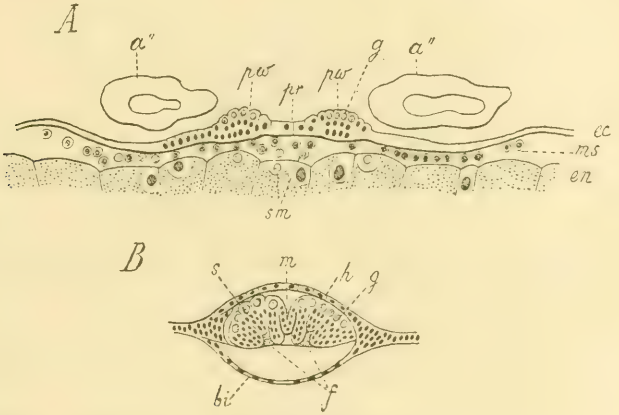


Fig. 259. Entwicklung der Bauchganglienkette von Astacus fluviatilis (nach Reichenbach).

A Querschnitt durch das Mandibelsegment eines Embryos mit bereits angelegten Maxillarfüssen, *B* Querschnitt durch die Ganglienanlage in einem Maxillarsegment eines Embryos mit bereits entwickelten Abdominalfüssen.

a'' Querschnitt der zweiten Antenne, *bi* eine die Ganglienanlage innen überdeckende Bindegewebslamelle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Nervenfaserbündel im Querschnitt, *g* grosse Ganglienzellen, *h* Hypodermis, *m* eingestülpter Mittelstrang der Ganglienanlage, *ms* Mesoderm, *pr* Primitivrinne, *pw* Primitivwülste der Ganglienanlage, *s* Seitenstrang, *sm* secundäres Mesoderm.

genannten grossen Ganglienzellen im Centralnervensystem des Flusskrebses hervor. Aehnliche grosse Zellen beobachtete Nusbaum schon in frühen Stadien bei Mysis. Verschiedentlich sind in den späteren Entwicklungsstadien der Bauchganglienkette in einzelnen Ganglien mächtige Pigmentanhäufungen beobachtet worden, welche wahrscheinlich in Mesodermzellen deponirt sind, so im Ganglion, welches dem 6. Anhangspaare bei Crangon entspricht (Kingsley) und in den Thoraxganglien bei Mysis (Nusbaum).

Die Angaben Reichenbach's über die Theilnahme eines median sich einstülpenden Mittelstranges an der Bildung der Ganglienkette hat später nur theilweise Bestätigung erfahren. Allerdings wurde sie von Nusbaum bei Mysis beobachtet; auch glaubte Grobben sie für Moina annehmen zu können. Doch

wurde von Claus die Theilnahme einer Medianeinstülpung an der Bildung des Bauchmarks von Branchipus in Abrede gestellt. Dagegen wurde neuerdings bei Isopoden, bei denen Bobretzky (No. 80) und Bullar (No. 81) die Anlage der Bauchkette als unpaare ventrale Verdickung, an welcher erst später eine Theilung in symmetrische Hälften erkennbar werde, beschrieben worden war, von Nusbaum das Vorhandensein des Mittelstrangs erkannt (für Oniscus No. 39).

Hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven ist es durch Reichenbach (No. 65) und Claus (No. 9) wahrscheinlich geworden, dass dieselben nicht durch Auswachsen aus der losgetrennten Nervensystemanlage ihren Ursprung nehmen, sondern dass sie als entsprechende Ectodermverdickungen bereits zu einer Zeit angelegt werden, in welcher das gesammte

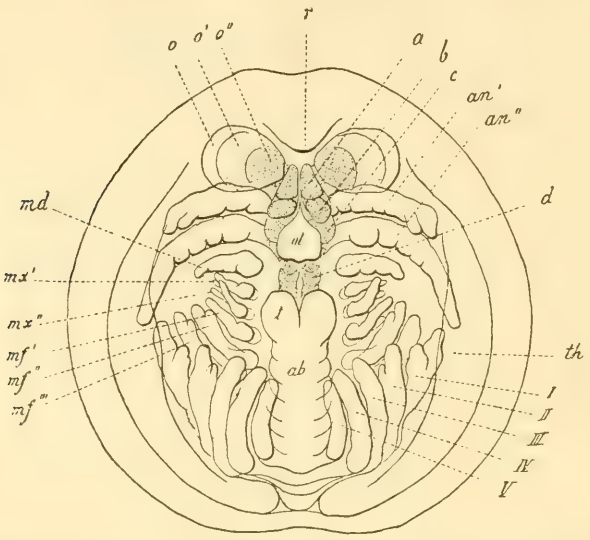


Fig. 260. Embryo von Astacus fluviatilis im Stadium mit sämmtlichen Gliedmassenanlagen (nach Reichenbach).

a vorderster, *b* mittlerer, *c* hinterster Theil der Gehirnanlage, *ab* Abdomen, *an'* erste Antenne, *an''* zweite Antenne, *d* Mandibularganglion, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *mf' mf'' mf'''* erster, zweiter, dritter Maxillarfuss, *o* Anlage des Facettenauges, *o'* aus der Augeneinstülpung entstandener Theil des Ganglion opticum, *o''* innerer Theil des Ganglion opticum, *ol* Oberlippe, *r* Anlage des Stirnstachels, *t* Telson, *th* Thoracalschildfalte, *I*, *II—V* erstes, zweites bis fünftes Gangbeinpaar.

Nervensystem seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm noch bewahrt hat. In gleicher Weise sollen nach Claus (No. 9) die bei Branchipus in jedem Segmente doppelten Quercommissuren entstehen.

Es würde den Rahmen dieser Darstellung überschreiten, wenn wir auf die verschiedenen secundären Veränderungen, welche die Bauchganglienkette in den einzelnen Gruppen durch Verschmelzung aufeinanderfolgender Ganglienpaare etc. erleidet, hier näher eingehen wollten.

Hinsichtlich der Entwicklung des Gehirns oder oberen Schlundganglions müssen wir uns zunächst an die eingehende Schilderung Reichenbach's für Astacus halten. Nach Reichenbach (No. 65) legt sich das gesammte Centralnervensystem des präoralen Körperabschnittes

in der Form dreier, unter einander gleichwerthiger und drei getrennten Körpersegmenten zukommender Ganglienpaare an (Fig. 260), von denen das vorderste, in dem Proximaltheil des Augenstiels zur Entwicklung kommende, das Ganglion opticum (o', o'') liefert, während die beiden nachfolgenden den Segmenten des ersten und zweiten Antennenpaares zugehören und in die Bildung des Gehirns im engeren Sinne oder des oberen Schlundganglions eingehen. Von letzteren zerfällt das im Segment der I. Antenne (Antennula) liegende sehr bald durch quere Einschnürung in zwei hinter einander folgende Ganglienpaare (a, b), von denen wir das vordere (a) mit einem Packard'schen Ausdruck als Procerebrum bezeichnen wollen, während das hintere den Nerven zur I. Antenne abgiebt und daher als Antennularganglion (b) benannt werden kann. Es muss erwähnt werden, dass Reichenbach in späten Stadien auch im Bereich des dahinter gelegenen Ganglienpaares, welches den Nerven zur II. Antenne entsendet und als Antennenganglion (c) bezeichnet ist, eine ähnliche Quertheilung beobachtet zu haben glaubt; doch ist letztere wohl nicht so eclatant und wohl auch nicht von gleicher Bedeutung, wie die zwischen Procerebrum und Antennularganglion sich in frühen Stadien ausbildende Trennung.

Es ist von Wichtigkeit, dass die genannten Ganglienpaare nach Reichenbach in ihrer Entwicklung sowohl untereinander als auch mit den Ganglien der Bauchganglienkette eine grosse Uebereinstimmung zeigen. Wir können an jedem dieser Ganglienpaare Seitenstränge und einen Mittelstrang unterscheiden; die Seitenstränge zeigen an dem Querschnitt einen Zerfall in drei Portionen, ähnlich wie dies für die Bauchganglien erkannt wurde. Der Mittelstrang verhält sich allerdings in den einzelnen Regionen verschieden. Im Bereich der optischen Ganglien rücken die beiden Hälften des Mittelstranges weit auseinander und treten mit den entsprechenden Ganglien in separate Verbindung ein. Im Bereich des Procerebrums und Antennularganglions dagegen findet sich je eine Medianeinstülpung des Mittelstrangs, welche wohl zur Ausbildung der Commissurentheile des Gehirns führt. Im Bereich des Antennenganglions fehlt dagegen eine entsprechende Medianeinstülpung. Reichenbach glaubt, dass dieselbe nach vorne gerückt und durch die zwischen den Antennularganglien etablirten Einstülpung repräsentirt sei. Wenn wir jedoch bedenken, dass die Quercommissur zwischen den Antennenganglien ursprünglich offenbar postoral gelegen war und vielleicht noch jetzt an dieser Stelle zu suchen ist (Claus No. 78), so werden wir über den Mangel der Medianeinstülpung zwischen diesem Ganglienpaar nicht erstaunen. In späteren Stadien sind die Einstülpungen des Mittelstrangs im Bereich des Procerebrums und Antennularganglions nicht mehr von einander getrennt, wie denn überhaupt ein engerer Anschluss der einzelnen Theile des Gehirns sich geltend macht. Aus dem Procerebrum soll nach Reichenbach hauptsächlich die „vordere Hirnanschwellung" hervorgehen, während das Antennularganglion mit der Ausbildung der „Seitenanschwellung" (Krieger, Dietl) in Zusammenhang steht.

Mit diesen Angaben Reichenbach's stehen die Beobachtungen von Kingsley (No. 55) insoferne in Uebereinstimmung, als auch er für Crangon, abgesehen von den optischen Ganglien, drei hinter einander folgende Ganglienpaare in die Bildung des Gehirns eingehen lässt. Von diesen betrachtet Kingsley jedoch das vorderste (Procerebrum) als eine vom ersten Ursprunge an selbstständige Bildung, welche allein ursprünglich präoral gelegen und dem supraoesophagealen Ganglion der Anneliden

homolog sei. Die dahinter folgenden Ganglienpaare (Antennular- und Antennenganglien) seien in der ersten Zeit ihrer Entwicklung postoral gelagert, und daher nur als in das Bereich des Gehirns einbezogene Ganglienpaare der Bauchkette zu betrachten.

Wir werden durch die angeführten Beobachtungen zur Behandlung der Frage nach der primären Segmentirung des präoralen Kopfabschnittes der Crustaceen geführt. Reichenbach, mit welchem auch Nusbaum (No. 39) der Hauptsache nach übereinstimmt, wird durch seine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen dazu geführt, für diesen Körperabschnitt eine Zusammensetzung aus drei, den übrigen Körpersegmenten homonomen Abschnitten anzunehmen: Augensegment, Antennularsegment und Antennensegment. Im Bereich des Augensegmentes würden die optischen Ganglien das segmentale Ganglienpaar repräsentiren, während die ganzen Lagerungsverhältnisse am Astacus-Embryo Reichenbach geneigt machen, zur alten Milne-Edwards'schen Auffassung zurückzukehren, der zufolge die Augenstiele das Extremitätenpaar dieses Segmentes repräsentiren. Letztere Auffassung, welche noch in neuerer Zeit in Huxley und Spence Bate Vertreter gefunden hat, ist jedoch — wie uns scheint mit voller Berechtigung — von Claus und Fr. Müller zurückgewiesen worden, und zwar unter dem Hinweise auf die Entwicklung des Stielauges bei den Phyllopodenlarven (Branchipus) und an der Zöa von Lucifer, nach welcher die Augenstiele als secundär abgeschnürte, zu selbstständiger Beweglichkeit gelangte Seitentheile des Kopfes aufzufassen sind, während das Ganglion opticum, als vorgeschobener Gehirntheil, auch erst zu einer mehr secundären Selbstständigkeit gelangt. Mit diesem Hinweise entfällt jedoch jeder Grund, das Vorhandensein eines selbstständigen Augensegmentes anzunehmen.

Hinsichtlich des dem zweiten Antennenpaar entsprechenden Körperabschnittes kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit einem ursprünglich postoral gelegenen Körpersegmente, also mit einem echten Rumpfsegmente, zu thun haben, welches erst secundär eine Lageverschiebung nach vorne erlitten und hiemit einen innigeren Anschluss an die präoralen Kopfparthien erreicht hat. Hiefür sprechen: die während der embryonalen Entwicklung sich geltend machende Veränderung des gegenseitigen Lageverhältnisses des Mundes und der zweiten Antennen (vgl. oben pag. 356), vor Allem aber die Verhältnisse des Nervensystems, an denen im Bereich der Crustaceen-Gruppe alle Uebergänge von der selbstständigen Ausbildung des Ganglienpaares dieses Segmentes bis zu einer innigen Verschmelzung mit der Gehirnmasse sich vorfinden. So ist es seit den Untersuchungen von Zaddach bekannt, dass bei Apus der Ursprung des Antennennervenpaares postoral in der Schlundcommissur zu suchen ist, und es ist durch spätere Untersuchungen (Pelseneer No. 14) das daselbst gelegene, durch eine postorale Quercommissur verbundene Ganglion beobachtet, wenngleich zum Theil in anderer Weise gedeutet worden. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei anderen Phyllopoden. So kann man an der nach Claus entworfenen Abbildung eines Cladoceren-Gehirnes (Fig. 261) drei Abschnitte unterscheiden, von denen nur die beiden vorderen präoral gelagert sind. Der vorderste Abschnitt (c^1, dem Packard'schen Procerebrum entsprechend) giebt die Nerven zu den Augen und zu den frontalen und anderen Sinnesorganen ab, der zweite Abschnitt (c^2) giebt die Nerven zu den ersten Antennen (na') ab, während der hinterste, in den Verlauf der Schlundcommissur hinter dem Oesophagus eingelagerte Abschnitt (c^3) die Nerven der zweiten Antenne (na'') entsendet. Im Bereich der übrigen Crustaceen erleidet das Antennenganglion eine mehr

oder weniger weitgehende Verschiebung längs der Schlundcommissur nach vorne und eine dementsprechende Verschmelzung mit dem Gehirn. Eine gewisse Schwierigkeit ergiebt sich für die Auffassung dieser Lageveränderung aus dem (ursprünglich hinter dem Schlunde hinziehenden) Verlaufe der Quercommissur zwischen diesem Ganglienpaare. Wir stehen hier vor der Alternative, entweder die Ausbildung einer secundären, präoralen Querverbindung zu supponiren oder anzunehmen, dass die Querfasern nach vollzogener Wanderung des Ganglienpaares nach wie vor ihren Weg hinter dem Schlunde nehmen. Thatsächlich hat Claus (No. 78) eine bei vielen Crustaceen (Apseudes, Stomatopoden, Decapoden) sich findende, vor dem Mandibelganglion gelegene Querbrücke zwischen denSchlundcommissuren auf die das Antennenganglion verbindenden Fasermassen mit einiger Wahrscheinlichkeit beziehen zu können geglaubt. In anderen Fällen ist diese Faserbrücke vielleicht mit der Quercommissur des Mandibelganglions verschmolzen.

Es würde sich nun die Frage erheben, ob wir die vor dem Antennenganglion gelegenen Gehirntheile als einen ursprünglich einheitlichen Complex aufzufassen berechtigt sind, oder ob sich auch an diesem eine Trennung in (zwei) aufeinanderfolgende Segmente erkennen lässt. Wir müssen hier der Theorie Ray Lankester's (No. 15) gedenken, der an dem Crustaceen-Gehirn einen vordersten, mit den optischen Ganglien in Verbindung stehenden Abschnitt als Archicerebrum unterscheidet, welches erst durch Beiziehung der Ganglienpaare zweier folgender Segmente (des Antennular- und Antennensegmentes) zu einem Syncerebrum erweitert werde. Dieser Anschauung hat sich Packard (No. 86) angeschlossen, indem er an dem Gehirn von Asellus als gesonderte Abschnitte unterscheidet: 1) die optischen Ganglien, 2) das Procerebrum, 3) die Antennularganglien, 4) die Antennenganglien. Wir würden in diesem Falle nur in dem Procerebrum das Homologon des aus der Scheitelplatte hervorgegangenen Annelidengehirnes zu erblicken haben, während in den optischen Ganglien ein erst bei der später eingetretenen Entwicklung des paarigen Seitenauges entwickelter secundärer Gehirntheil [1]) in den Antennular- und Antennenganglien Ganglien des Bauchmarkes vorliegen würden. Dieser Auffassung steht die Anschauung von Claus (No. 78) gegenüber, nach welchem die Antennularganglien sammt dem Procerebrum einen ursprünglich einheitlichen Complex, das primäre Gehirn, ausmachen würden. Dieser von der Scheitelplatte der Annelidenlarve abzuleitende Theil enthält die Ganglien der früher vorhandenen medianen Sinnesorgane (Naupliusauge,

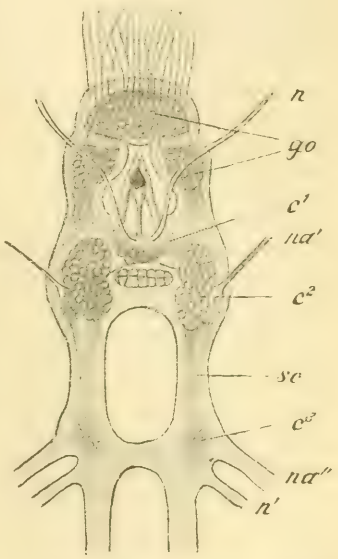


Fig. 261. Ventrale Ansicht des Gehirns von Daphnia similis (nach Claus).

c^1 vorderer, c^2 mittlerer, c^3 hinterer Gehirnabschnitt, *go* Ganglion opticum, *n* Nerv des Sinnesorgans der Nackengegend, *na'* Nerv der ersten Antenne, *na''* Nerv der zweiten Antenne, *n'* zweiter Nerv der zweiten Antenne, *sc* Schlundcommissur.

[1]) Eine Auffassung, welcher zuerst Hatschek (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren) Raum gegeben, und später Grobben für die Crustaceen vertreten hat.

Frontalorgan) und der Vorderantennen, welche morphologisch auf die schon an der Scheitelplatte auftretenden Fühler der Anneliden zurückzuführen seien. Für diese letztere Auffassung würde die Angabe Reichenbach's sprechen, nach welcher die Anlage des entsprechenden Gehirntheils ursprünglich als einheitlicher Complex an der Basis der ersten Antenne zu finden sei und erst später in zwei Ganglienpaare zerfalle. Eine gewisse Stütze erfährt dieselbe auch aus der eigenartigen Gestaltung der ersten Antenne, welche als Trägerin wichtiger Sinnesorgane eine auf den Grundtypus des eigentlichen Crustaceenbeines nicht zurückführbare Ausbildung aufweist, worauf besonders Claus und Boas hingewiesen haben. Allerdings könnte eine solche heteromorphe Gestaltung der Antennulae auch secundär erworben und in der angeführten physiologischen Bedeutung derselben, sowie in der Lagerung derselben am vorderen Körperende begründet sein. Für die Auffassung von Ray Lankester und Packard sprechen vor Allem die von Kingsley (No. 55) für Crangon angegebenen Befunde, welcher nicht bloss für das Procerebrum eine vom Antennularganglion unabhängige Entstehung, sondern auch eine deutliche postorale Lagerung der Antennulae und ihres Ganglienpaares beobachten konnte. Allerdings müssten wir bei einer solchen Anschauungsweise mit Ray Lankester eine Wanderung des Mundes nach hinten annehmen. Es müssen erst neuere Beobachtungen über den Bau des Crustaceen-Gehirns, vor Allem aber über die Entwicklung der ganzen in Frage kommenden Körperregion abgewartet werden, bevor wir uns ein bestimmtes Urtheil bilden können.

Offenbar steht bei der Discussion über die primäre Segmentirung des vordersten Körperabschnittes der Crustaceen die Frage nach dem morphologischen Werthe der ersten Antenne im Vordergrunde. Wir sehen uns hier vor die Alternative gestellt, entweder in derselben eine — wenn auch einigermassen abweichend gestaltete — echte Rumpfgliedmasse zu erblicken oder — wie diess Boas will — ihr diese Bedeutung abzusprechen und sie nur als gestieltes Sinnesorgan (ähnlich den Stielaugen) gelten zu lassen. Nur unter letzterer Annahme werden wir sie als Homologon der primären Kopftentakel der Anneliden betrachten dürfen. Uns scheint jedoch Vieles für die Auffassung der ersten Antenne als Rumpfgliedmasse zu sprechen. Wir erinnern an die Aehnlichkeit in der Lagerung und Entwicklung mit letzteren im Embryo, an die Verwendung dieser Gliedmasse als Ruder im Nauplius-stadium und bei zahlreichen Entomostraken, bei denen die ersten Antennen zum Theil auch noch zu anderen Verrichtungen (zum Anklammern und Ansaugen etc.) beigezogen werden. Erst bei den höheren Krebsen tritt die ausschliessliche Verwendung dieser Gliedmasse als Sinnesorgan deutlich hervor. Wenn wir auf Grund dieser Ueberlegungen geneigt sind, die erste Antenne der Reihe der echten Rumpfgliedmassen einzuordnen, so tritt uns die Frage nahe, ob wir nicht in einer anderen Bildung die Rudimente der bei den Anneliden so verbreiteten primären Kopftentakel nachweisen können. Es liegt nahe, die sog. frontalen Sinnesorgane (pag. 456, Fig. 300, *fs*) welche als paarige Zapfen oder fadenförmige Ausläufer an den Jugendstadien vieler Crustaceen sich finden und vom Procerebrum aus innervirt werden, nach dieser Richtung in Anspruch zu nehmen. Dieser Gedanke gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch den Vergleich mit Peripatus, an dessen Embryonen ganz ähnliche Zapfen beobachtet sind, während die Antenne von Peripatus sich nach ihrer Entwicklung und nach ihrem Verhältniss zu den Cölomsäcken wohl nur als Rumpfgliedmasse deuten lässt. Wir würden, wenn wir dieser Anschauung, der wir selbst natürlich nur hypothetischen Werth zuschreiben, huldigten, dazu geführt, an dem vordersten, das Gehirn enthaltenden Kopfabschnitt der Crustaceen (ähnlich wie Ray Lankester) drei Abschnitte zu unterscheiden: einen eigentlichen primären,

ursprünglich allein präoralen Kopfabschnitt mit dem Procerebrum, den Augen und den frontalen Sinnesorganen und zwei dahinter folgende, dem Kopf beigezogene Rumpfsegmente (das Antennularsegment und das Antennensegment), für welche wir eine ursprünglich postorale Lagerung in Anspruch nehmen müssten. Doch müssen wir nochmals darauf hinweisen, dass wir mit einer solchen Anschauung durchaus auf hypothetischem Boden stehen.

D. Sinnesorgane.

Ueber das Detail der Entwicklung des unpaaren, dreitheiligen Nauplius- oder Entomostrakenauges[1]) ist bisher nichts bekannt geworden. Erwähnt seien die Beobachtungen von Leydig und Grobben, wonach dasselbe bei den Cladoceren aus einer paarigen Anlage hervorgeht.

Nach Urbanovicz (No. 23) bildet sich das Auge bei Cyclops aus „drei Ectodermzellen, deren jede Pigment ausscheidet und zur lichtbrechenden Kugel wird."

Die Entwicklung des paarigen, zusammengesetzten Auges ist hauptsächlich bei Decapoden studirt (Bobretzky No. 41, Reichenbach No. 65, Kingsley No. 52, Herrick No. 48, 49, und Parker No. 62), ausserdem aber auch für Mysis (Nusbaum No. 39), Parapodopsis (Buczynsky No. 37 a) und Branchipus (Claus No. 8 und 9) bekannt geworden. Die Besprechung der Entwicklung des zusammengesetzten Auges lässt sich von der des Ganglion opticum nicht trennen.

Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei Branchipus. Die Anlage des zusammengesetzten Auges sowohl, als auch die des Augenganglions ist auf eine seitliche, wulstförmige Hypodermiswucherung zurückzuführen, welche in ihren oberflächlichen Parthien zum Auge sich umgestaltet, während sie in der Tiefe das Material für das mit dem Gehirn in Zusammenhang stehende Augenganglion enthält. Die mehrschichtige Zellenlage, welche die Anlage des Auges darstellt und als eine einfache Verdickung der Hypodermis betrachtet werden muss, lässt bald eine Anordnung der Elemente in eine oberflächliche Schicht (von welcher die corneale Cuticula und die Krystallkegel geliefert werden) und in eine tiefere pigmentirte Schicht zur Ausbildung der Retinulae erkennen, welch letztere durch Faserzüge mit der Anlage des Augenganglions zusammenhängen. Während in den lateralen Parthien der ganzen Anlage frühzeitig die histologische Differenzirung des Augenganglions und der das Auge zusammensetzenden Ommatidien sich geltend macht, erhält sich in dem vorderen, mehr medialen Theile bis in späte Stadien eine proliferirende Hypodermisparthie von embryonalem Charakter (Fig. 262), welche immer neue Elemente zur Vergrösserung der ganzen Anlage liefert. Streng genommen, kann man an dieser Stelle zwei gesonderte, aber mit einander in Contact stehende Knospungszonen (k', k'') unterscheiden, von denen die eine (k'') durch Production neuer Ommatidien das Auge selbst vergrössert, während die andere mehr proximal gelegene (k') dem Augenganglion entsprechende Elemente zuführt. Während dieser Entwicklungsprocesse sind die beweglichen Augenstiele durch einfaches Auswachsen der seitlichen Kopfparthien hervorgegangen.

[1]) Nach neueren Mittheilungen von Claus (Acad. Anz. Wien 1891) ist das Nauplinsauge aus drei inversen Becheraugen zusammengesetzt, an denen die Nerven von der dem Pigmentbecher abgewendeten Seite in die Retinazellen eintreten, während die Stäbchen der letzteren gegen den Pigmentbecher gerichtet sind. Es ergiebt sich hieraus eine gewisse Uebereinstimmung mit den Medianaugen der Arachnoiden.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei Branchipus, finden wir in der Entwicklung des Auges bei den Schizopoden und Decapoden. Auch hier geht das zusammengesetzte Auge aus einer Verdickung der Hypodermis hervor, welche von Anfang an in inniger Verbindung mit der Anlage des Ganglion opticum steht. Wir können an den Augenlappen schon in frühen Stadien den äusseren und vorderen Theil als Anlage des Auges (pag. 357, Fig. 257, *A* und pag. 362, Fig. 260, *o*), den inneren, hinteren als Anlage des Ganglion opticum (Fig. 257 *go* und Fig. 260 *o' o''*) unterscheiden. Letzteres steht demnach vom ersten Anfange an in innigem Contact mit der Anlage des Auges sowohl, als proximalwärts mit der des Oberschlundganglions.

Die Augenanlage ist also nur ein Theil des Ectoderms (vgl. Fig. 263 *A*), welcher mehrschichtig wird und aus seinen oberflächlichen Schichten die corneagenen und Krystallkegelzellen erzeugt, während von den tieferen Schichten die Bildung der Retinulae und der Pigmentzellen ausgeht.

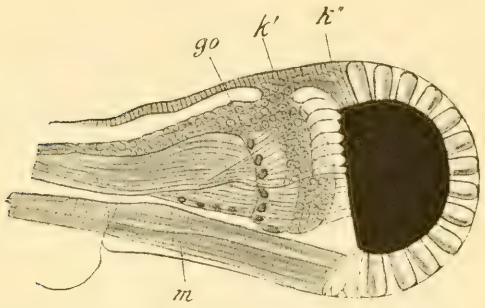


Fig. 262. Linkes Auge eines jungen Branchipus von der Ventralseite gesehen (nach Claus). *go* Ganglion opticum, *k'* Knospungszone für das Ganglion opticum, *k''* Knospungszone für das Facettenauge, *m* Augenmuskel.

Eine an der inneren Fläche dieser mehrschichtigen Hypodermisparthie zur Ausscheidung kommende Basalmembran (Fig. 263 *mb*) liefert die das Auge gegen das optische Ganglion abgrenzende Membrana limitans. Dieser Membran werden von Innen Mesodermelemente angelagert, in denen bei Mysis das Pigment der 3. innersten Pigmentschicht deponirt wird. Bei Mysis erfolgt nach Nusbaum (No. 39) die Entwicklung des Auges in jener Zeit, in welcher das Stielauge sich von seiner Unterlage abzuheben beginnt, und zwar tritt die erste Differenzirung der Ommatidien gerade in jener dorsalwärts eingekrümmten Lamelle zu Tage, durch deren Einfaltung sich das Auge vom Nahrungsdotter abtrennt. In dieser Lamelle kann man frühzeitig eine sehr regelmässige Anordnung der Zellen sowohl in horizontalen Schichten, als in vertikalen Pfeilern gewahren. Die horizontale Schichtung trennt die corneagenen von den Krystallkegelzellen u. s. w. Durch die vertikale Anordnung werden zweierlei alternirend gestellte Zellpfeiler gebildet, welche wir als Ommatealpfeiler und Zwischenpfeiler unterscheiden wollen. In jedem Ommatealpfeiler liegen als oberflächlichste Querschicht zwei corneagene Zellen (nach Claus No. 78), welche zur Ausscheidung der cuticularen Cornealinse bestimmt sind; darunter folgt die Krystallkegelschicht, ebenfalls aus zwei Zellen bestehend. Dieser Zahl entsprechend, konnte schon Grenacher die erste Entstehung der Krystallkegel aus zwei getrennten Segmenten nachweisen, deren Grenzen auch am ausgebildeten Krystallkegel zu erkennen sind. Die in den tieferen Schichten gelegenen Zellen der Ommatealpfeiler geben wohl die Elemente der Retinulae, während Nusbaum geneigt ist, dieselben von den Zwischenpfeilern herzuleiten. Aus letzteren lässt Claus die vorderen und

hinteren Pigmentzellen, welche die Krystallkegel von Mysis umgeben, hervorgehen. Die Untersuchung dieser Verhältnisse wird durch die frühzeitige Ablagerung von Pigment erschwert, welches sich innerhalb der Augenanlage in zwei Schichten und in einer dritten mesodermalen unterhalb derselben bemerkbar macht.

In ähnlicher Weise, wie wir hier die Entstehung des Auges von Mysis dargestellt haben, schildern dieselbe Herrick (No. 48 für Alpheus) und Parker (No. 62 für Homarus). Die Augenlappen entwickeln sich hier durch Proliferation der Ectodermzellen zu einer mehrschichtigen Anlage (Fig. 263 *A*). (Herrick lässt zur Bildung derselben auch indifferente Elemente aus dem Dotter beitreten.) Im Bereich der letzteren tritt sodann eine

Fig. 263. Drei Entwicklungsstadien an Schnitten durch das Facettenauge des amerikanischen Hummers (Homarus americanus) (nach Parker).

A Querschnitt durch den Augenlappen eines jungen Stadiums, *B* älteres Stadium mit beginnender Sonderung der Augenanlage (*r*) und des Ganglion opticum (*go*) durch das Auftreten einer Basalmembran (*mb*), *C* noch älteres Stadium im Querschnitt.

c Gehirnanlage, *go* Ganglion opticum, *mb* Basalmembran, *r* Augenanlage (Retinogen).

Scheidung in eine oberflächliche und eine tiefer gelegene Parthie ein (Fig. 263 *B* und *C*). Die erstere (Retinogen) wird zur Augenanlage (*r*), während aus der Zellmasse der tieferen Schichte (Gangliogen) die Anlage des Ganglion opticum (*go*) hervorgeht. Beide werden in späteren Stadien durch das Auftreten einer cuticularen Basalmembran (*mb*) von einander getrennt, während die Nervenfaserstränge diese Membran durchbrechen. In dem eigentlichen, als Retinogen bezeichneten Augenkeim kommen nach Herrick die Anlagen der einzelnen Ommatidien zur Entwicklung, indem in der oberflächlichsten Schicht je zwei corneagene Zellen zu einer Gruppe zusammentreten, in der darunter gelegenen Schicht je vier Krystallkegelzellen, während in der untersten Schicht je sieben Retinulazellen zu einem Bündel sich vereinigen, welches das unterste, ausgezogene Ende der Krystallkegelzellen erreicht und umschliesst. Die einzelnen Ommatidien-Anlagen sind von einander durch zahlreiche unveränderte Ectodermzellen getrennt.

In dem letzteren Punkte weicht die Schilderung Parker's von der Herrick's ab. Bei Homarus sollen die einzelnen Ommatidien-Anlagen einander dicht anliegen und durch keinerlei Zwischenpfeiler getrennt sein. Man kann drei Schichten unterscheiden: aus der äussersten entstehen die corneagenen Hypodermiszellen und die vorderen Pigmentzellen (distal Retinulae), aus der mittleren die Krystallkegelzellen, während die unterste die eigentlichen Retinulae liefert.

In ähnlicher Weise entwickelt sich auch das paarige Seitenauge der Isopoden. Nach den Angaben, welche Bullar (No. 81) für Cymothoa gemacht hat, steht die Augenanlage ursprünglich in inniger Verbindung mit der Anlage des Ganglion opticum. Beide gehen aus ein und derselben Ectodermverdickung hervor. Während die inneren Schichten der letzteren sich zur Bildung des mit dem übrigen Gehirn in Zusammenhang stehenden, optischen Ganglions absondern, wird eine oberflächliche Hypodermisverdickung durch Ausbildung einer pigmentirten, basalen Membran abgegrenzt. Diese Hypodermisverdickung stellt die Anlage des Facettenauges dar, in welchem die einzelnen Ommatidien durch einen starken Pigmentzellmantel von einander abgegrenzt erscheinen. Die Details der Ommatidienentwicklung wurden hier nicht verfolgt.

Während nach den bisher angeführten Beobachtungen die Entwicklung des Auges sich verhältnissmässig einfach gestaltete, weist dieselbe bei Astacus (nach Reichenbach No. 65) und bei Crangon (nach Kingsley No. 52) eine Complication auf durch die Theilnahme einer Einstülpung, welche an der Grenze zwischen Augenanlage und Ganglienanlage sich einsenkt. Aus dieser Einsenkung, welche nach Reichenbach in einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung durch eine mehr solide Einwucherung ersetzt ist, geht die zwischen Augenanlage und Gangliogen gelegene Augenfalte hervor, an welcher man ein inneres und ein äusseres Blatt unterscheiden kann. Obgleich Reichenbach die späteren Schicksale der Augenfalte nicht genau verfolgt hat, ist es ihm doch wahrscheinlich geworden, dass das äussere Blatt der Augenfalte in die Bildung des Auges eingeht und die Retinulaschicht liefert, während das innere Blatt in die Bildung des Ganglion opticums eingehen soll. Es wurde vor Allem von Carrière (No. 44) darauf hingewiesen, dass bei einem solchen Modus der Entwicklung der Retinulaschicht die Zellen derselben ursprünglich eine verkehrte Orientirung aufweisen, indem ihr basales Ende gegen die Krystallkegelzellen, ihr oberes Ende aber gegen die Ganglienanlage gerichtet ist, dass wir demnach eine spätere Umordnung im Bereich der Retinulae annehmen müssten, wie eine solche für Spinnen bekannt geworden, aber bei Crustaceen bisher nicht beobachtet ist. Uns will die Vermuthung Pattens wahrscheinlich dünken, wonach die Augenfalte mit der Bildung des Auges überhaupt Nichts zu thun hat, sondern lediglich Material zur Vergrösserung des optischen Ganglions liefert. Sie würde demnach der proximalen Knospungsstelle (für Vergrösserung des Ganglions Fig. 262 *k'*) im Augenstiel von Branchipus entsprechen. Letzterer Auffassung hat sich neuerdings auch Kingsley (No. 55) angeschlossen, welcher ursprünglich aus der äusseren Wand der Augeneinstülpung die Krystallkegelschicht und Retinulaschicht hervorgehen liess.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht vor Allem, wie Carrière hervorhob, das Lagerungsverhältniss einer pigmentirten Mesodermzellschicht, welche sich nach Reichenbach zwischen der Aussenwand der Augenfalte und

seiner Krystallkegelschicht entwickelt, jedoch offenbar mit der oben für Mysis (pag. 368) erwähnten, unter der Basalmembran des Auges gelegenen (3.) Pigmentzellschicht identisch ist.

Hinsichtlich der Deutung der einzelnen Theile des Ommatidiums, bezüglich deren sich in neuerer Zeit die Anschauungen Grenacher's und Patten's gegenüberstehen, ist die Beobachtung Parker's hervorzuheben, welcher den Zusammenhang der Retinulazellen mit feinen Nervenfasern beobachtete, während die Krystallkegelzellen allerdings bis zur Basalmembran reichen, an letzterer jedoch endigen. Dies würde mit der Anschauung Granacher's, welcher in den Retinulazellen die percipirenden Elemente erblickte, übereinstimmen, während Patten die als Retinophoren bezeichneten Krystallkegelzellen als die mit Nerven in Zusammenhang stehenden Elemente betrachtete.

An der Entwicklung des zusammengesetzten Auges der Cladoceren, welche durch Grobben (No. 11) genau ermittelt wurde, ist von besonderem Interesse die Bildung einer Hautfalte, durch welche das Auge überwachsen wird und welche einen halbkugelförmigen, präcornealen Raum abschliesst. Letzterer vermittelt wie eine Gelenkshöhle die Bewegungen des in die Tiefe versenkten Auges. Aehnliche Verhältnisse finden wir bei Apus, Estheria, Limnadia und Limnetis. Wir können die zusammengesetzten Augen dieser Formen, sowie wahrscheinlich das der Ostrakoden als ein in die Tiefe versenktes, bewegliches Stielauge mit rückgebildetem Stiel betrachten. Wo sich, wie bei den Cladoceren, ein unpaares zusammengesetztes Auge findet, muss dies als durch Verschmelzung aus einer paarigen Anlage entstanden gedacht werden.

In Bezug auf die Entwicklung des Gehörorgans ist die Beobachtung Reichenbach's (No. 65) zu erwähnen, dass dasselbe bei Astacus als dorsal gelegene Einstülpung im Basalglied der Antennula angelegt wird. Schon in frühen Stadien zeichnet sich das ectodermale Sinnesepithel, welches wahrscheinlich die Hörleisten liefert, durch mehrschichtige und regelmässige Anordnung der Zellen aus. In ähnlicher Weise konnte Nusbaum (No. 39) die Entstehung des im Endopoditen des letzten Pleopodenpaares gelegenen Gehörsäckchens von Mysis aus einer Ectodermeinstülpung beobachten.

E. Kiemen.

Die Kiemen sind in ihrer ersten Anlage auf einfache Aussackungen des oberflächlichen Körperepithels (Ectoderms) zurückzuführen, in deren Innerem mit Bindegewebe durchzogene, lacunäre Bluträume zur Entwicklung kommen (Reichenbach No. 65). Wir werden mit einiger Wahrscheinlichkeit die Kiemensäckchen oder -schläuche, insoferne sie der Aussenseite des Basalgliedes der Extremitäten angehören, und somit als Epipodialkiemen zu bezeichnen sind (vgl. unten pag. 388), in der ganzen Reihe der Crustaceen für homologe Bildungen erklären und dieselben vielleicht auf Kiemenschläuche der Anneliden zurückführen dürfen. Dagegen muss hervorgehoben werden, dass auch an anderen Stellen Kiemenausstülpungen zur Entwicklung kommen, z. B. an dem Exopoditen der Pleopoden (Squilla) oder an dem Endopoditen derselben (Siriella), als Rückenanhänge bei gewissen Ostracoden (Asterope), als Mantelfalten bei den Balaniden etc. Diese werden wir natürlich den Epipodialkiemen nicht homolog setzen dürfen. Die bei den Phyllopoden in einfacher Reihe vorhandenen epipodialen Kiemen-

säckchen erscheinen bei den Decapoden durch drei Reihen verästelter Schläuche ersetzt, welche nach ihrem genauern Ansatzpunkte im Anschlusse an Huxley als Podobranchien, Arthrobranchien und Pleurobranchien unterschieden werden. Bei den Euphausiden und Lophogastriden finden wir statt deren nur eine einfache Reihe baumförmig verästelter Kiemenschläuche, so dass schon Claus die Frage erhebt, ob nicht die drei Kiemen der Decapoden auf die auseinandergerückten Hauptäste der Schizopodenkiemen zu beziehen seien.

F. Darmcanal.

Die Bildung des Darmcanals geht, wie in den meisten Thiergruppen, von drei gesonderten Anlagen aus, von denen der Vorderdarm und Enddarm als Ectodermeinstülpungen entstehen, während der Mitteldarm aus dem Zellmaterial des Entoderms aufgebaut wird. Während die beiden ersteren durch verhältnissmässig einfache Umwandlungen sich der definitiven Form nähern, geht die Ausbildung des Mitteldarms entsprechend den durch die Anwesenheit des Nahrungsdotters bedingten Störungen unter viel eingreifenderen, in den einzelnen Ordnungen verschiedenen Entwicklungsprozessen vor sich.

Hinsichtlich der relativen Zeit des Auftretens der Vorder- und Enddarmeinstülpung liegen in den einzelnen Untergruppen der Crustaceen verschiedene Verhältnisse vor. Bei den Entomostraken scheint in der Regel die Ausbildung der Vorderdarmanlage der des Enddarms vorauszueilen. Dasselbe ist bei Asellus, Gammarus und bei Mysis der Fall, während bei Oniscus die Entwicklung des Enddarms früher eintritt. Bei den Decapoden wird meist die Enddarmeinstülpung früher angelegt, was mit der frühzeitigen Entwicklung des Abdomens in Zusammenhang steht.

Von Wichtigkeit ist das Lagerungsverhältniss dieser Einstülpungen zu dem verschlossenen Blastoporus. Während nach Grobben's Ansicht bei Moina die Stelle des verschlossenen Blastopors der späteren Mundöffnung entspricht, liegt dieselbe bei den Decapoden allgemein in der nächsten Nähe der späteren Afteröffnung. Nach Reichenbach liegt sie bei Astacus etwas hinter dem Ort der sich bildenden Afteröffnung; damit stimmt die Angabe von Ischikawa für Atyephyra überein. Das entgegengesetzte Verhältniss giebt Lebedinsky für Eriphia an. Hier soll sich die Enddarmeinstülpung hinter dem Blastoporus entwickeln. Dagegen glaubt Kingsley, dass bei Crangon die Enddarmeinstülpung genau der Stelle des verschlossenen Blastoporus entspreche, was schon Bobretzky für Astacus behauptet hat und womit auch die Angaben P. Mayer's für Eupagurus stimmen würden. Für die freilebenden Copepoden fand Hoek, dass die Stelle des verschlossenen Blastoporus mit Lage der späteren Afteröffnung übereinstimmt. Dasselbe beobachtete Nassonow für Balanus, so dass man im Allgemeinen für den Blastoporus der Crustaceen die Lage in der Nähe der späteren Afteröffnung annehmen kann (vgl. oben pag. 343).

Je nach der Entwicklungsstufe, auf welcher die Larve das Ei verlässt, ist die Zeit der Vereinigung der drei Anlagen zu einem einheitlichen Canale eine verschiedene. Bei den freilebenden Copepoden (Cetochilus) geht die Vollendung des Darmcanals in frühen Stadien vor sich, während bei den Decapoden meist erst in später Zeit eine Communication zwischen Vorder- und Enddarm mit dem Mitteldarmsäckchen sich herausstellt. Hier scheint der Enddarm früher als der Vorderdarm das definitive Verhältniss aufzuweisen.

Ueber die Art und Weise, auf welche sich der Mitteldarm bei den Entomostraken ausbildet, ist bisher wenig Genaues bekannt geworden. Bei Moina bilden die Entodermzellen zunächst einen soliden Zellstrang, der am Querschnitt kein centrales Lumen, aber eine radiäre Anordnung der Zellen erkennen lässt (Grobben). Dagegen scheint bei Cetochilus das aus der Einstülpung hervorgehende Entodermsäckchen direct in den Mitteldarm sich umzuwandeln. Bei vielen anderen Entomostraken ist wohl die Mitteldarmanlage als eine centrale Masse mit Nahrungsdotter erfüllter Zellen zu erkennen, z. B. bei Balanus (Lang, Nassonow). In späteren Stadien nähern sich die Kerne der Entodermzellen mit dem sie umgebenden Protoplasma der Oberfläche, und, während der Nahrungsdotter allmählich aufgezehrt wird, entsteht im Inneren die Höhlung des Mitteldarms (also ähnlich wie bei Palaemon pag. 334). Aehnlich scheint nach den Andeutungen van Beneden's (No. 17) die Ausbildung des Mitteldarms bei den parasitischen Copepoden vor sich zu gehen. Das so entstandene, mit Nahrungsdotter erfüllte Mitteldarmsäckchen steht mit seinem vorderen Ende mit der Vorderdarmeinstülpung, an seinem hinteren Ende mit der Enddarmeinstülpung in Zusammenhang.

Am genauesten ist die Entwicklung des Mitteldarms für die Decapoden bekannt geworden. Bei Astacus, wo die Zellen des Entodermsäckchens den gesammten Nahrungsdotter in sich aufnehmen, ohne dass dadurch die Conformation des Säckchens gestört wird, entsteht das Mitteldarmepithel, indem die Kerne der dotterhaltigen Entodermpyramiden an die Oberfläche rücken, wo schliesslich eine Trennung der Entodermzelle von dem zugehörigen Dotterantheil sich vollzieht; indem die Entodermzellen sich vermehren, ordnen sie sich zu einem Epithel an, welches nun an der Oberfläche des dem Zerfall entgegengehenden Nahrungsdotters gelegen ist (vgl. oben pag. 333). Gleichzeitig erhält durch Einschnürungen von aussen die ganze Mitteldarmanlage eine gelappte Gestalt. Es bilden sich paarige vordere Lappen, welche mit der centralen unpaaren Mitteldarmanlage zusammenhängen, an deren dorsaler, hinterer Parthie noch eine Vorwölbung, die Anlage des dorsalen Mitteldarmblindsackes des Flusskrebses, zu erkennen ist. Jene oben beschriebene Ausbildung des Mitteldarmepithels macht sich zuerst an jener Stelle geltend, wo das Entodermsäckchen und die Enddarmanlage sich berühren. Hier erkennen wir schon bald eine entodermale Epithelplatte (Fig. 240 *B*, *ep*). Aehnliches beobachtet man an jenen Stellen, von denen die Bildung der Leberschläuche ausgeht. Entsprechend den vorderen, seitlichen und hinteren Leberlappen des ausgebildeten Thieres finden wir an den vorderen, seitlichen und hinteren Parthien des Mitteldarmsäckchens gesonderte Centren der Epithelbildung, in deren Bereich sich das Epithel bald zur Bildung eines primären Leberblindsackes emporhebt. Letztere zerfallen später durch Einschnürung in die zahlreichen secundären Leberschläuche. Die Anlage des hintersten Paares scheint von Anfang an mit der oben geschilderten Entodermplatte in Zusammenhang zu stehen. Indem später auch im Bereich der übrigen Theile des Entodermsäckchens die Epithelbildung fortschreitet, entsteht der centrale Theil des Darmcanals, welcher die Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse (Leber) in sich aufnimmt und der im ausgebildeten Thiere nur eine geringe Ausdehnung aufweist. Durch Anlagerung von mesodermalen Elementen kommt die Muskulatur dieses Theils des Darmcanals zu Stande.

Die Vorderdarmeinstülpung weist bald eine Trennung in einen engeren Oesophagealtheil und einen weiteren Theil, Anlage des sog. Magens, auf. An letzterer erkennt man die Anlagen der Zahnplatten als Epithelverdickungen und die der Gastrolithensäckchen als zwei nach der Ventralseite abgehende Divertikel. Der junge Flusskrebs schlüpft mit zwei vollständig ausgebildeten Gastrolithen aus dem Ei (Reichenbach). Erst in späten Stadien tritt die Vorderdarm- und Enddarmeinstülpung mit dem Mitteldarm in Communication.

In ganz ähnlicher Weise erfolgt die Ausbildung des Mitteldarms bei jenen Decapoden, bei denen das Entodermsäckchen nicht in continuo erhalten bleibt, sondern in einzelne Elemente zerfällt, welche im Nahrungsdotter sich zerstreuen (Palaemon, Eupagurus, Eriphia, Atyephyra, Crangon etc.). Bei diesen treten ebenfalls die Entodermelemente zum Schluss an die Oberfläche und liefern in der oben geschilderten Weise das Mitteldarmepithel. Auch hier wurde das erste Auftreten dieses Epithels entsprechend dem blinden, inneren Ende der Enddarmeinstülpung beobachtet (Fig. 241 *C*, *ep*). Es scheinen aber noch drei Paare ursprünglich gesonderter Leberanlagen hinzuzukommen (Crangon, Kingsley).

Von dem für die Decapoden geschilderten Typus der Mitteldarmentwicklung unterscheiden sich die Arthrostraken, insoferne hier die Bildung des Mitteldarmepithels nicht von Elementen ausgeht, welche im Dotter zerstreut sind, sondern von einer paarigen, lateralen Zellanhäufung, welche dem Nahrungsdotter oberflächlich aufliegt und denselben allmählich umwächst (vgl. oben pag. 340 u. ff.), während im Inneren des Dotters nur in einzelnen Fällen Dotterzellen (Vitellophagen) erkannt wurden (Oniscus nach Nusbaum), in anderen dagegen (Porcellio, Amphipoden) zellige Elemente daselbst vollständig fehlen. Indem die paarige Entodermanlage von beiden Seiten den Nahrungsdotter umwächst, wird das Mitteldarmsäckchen abgeschlossen, zu dessen Seiten sich durch Einschnürung die sehr umfangreichen primären Lebersäcke ausbilden. Aus letzteren gehen durch Längseinschnürung später 4 resp. 6 Leberschläuche hervor. In einzelnen Fällen (Oniscus, Caprella, Sunamphithoë) geht die Ausbildung der Leberschläuche der Entwicklung des Mitteldarmsäckchens voraus. In den meisten Fällen liefert das Entoderm aus dem überwiegenden Theil seines Materials die Leberanlagen; nur ein kleiner Theil geht in die Bildung des centralen Theils des Darmcanals ein. Letzterer wird fast ausschliesslich vom Vorderdarm und Enddarm gebildet, während nur ein kurzes Stück in nächster Nähe der Einmündungsstelle der Lebergänge entodermalen Ursprungs ist. Als Divertikel des hintersten Abschnittes des Mitteldarms entstehen bei Gammarus nach Pereyaslawzewa jene paarigen Schläuche (Harndrüsen), deren entodermale Natur nach dem anatomischen Befunde schon von Nebeski erkannt worden war. Eine Homologisirung dieser Drüsenschläuche mit den Malpighi'schen Gefässen der Insecten ist aus diesem Grunde nicht durchführbar, da letztere dem Enddarm und somit dem Bereich des Ectoderms zugehören.

Die von Bullar (No. 81) für die Entwicklung des Mitteldarms von Cymothoa gemachten Angaben stehen mit denen Nusbaum's für Oniscus in ziemlich genauer Uebereinstimmung. Hier finden sich keine sog. Dotterzellen im Inneren der sehr beträchtlichen Nahrungsdottermasse; die Bildung

des Mitteldarms geht von der inneren Zellschicht des Keimstreifs aus. Die erste Spur einer gesonderten Entodermanlage findet sich in einer etwas hinter der Vorderdarmeinstülpung gelegenen paarigen Zellanhäufung, von welcher die Ausbildung von drei Paaren Leberschläuchen ausgeht. In einem späteren Stadium überwächst eine mit dem Epithel der Leberschläuche in Zusammenhang stehende Zellschichte den ganzen Nahrungsdotter. Die Mitteldarmanlage besteht nun aus diesem so entstandenen Dottersack und den mit demselben communicirenden Leberschläuchen. Das vordere Ende des Dottersacks steht mit der Vorderdarmeinstülpung in Zusammenhang. Die Enddarmeinstülpung dagegen setzt sich nicht an das hintere Ende des Dottersackes an, sondern schiebt sich über die Dorsalseite des letzteren nach vorne, um sich ganz in der Nähe der Vorderdarmeinstülpung zu inseriren. Da der nun als ventrales Divertikel anhängende Dottersack einer Resorption anheimfällt, so ergiebt sich, dass auch hier nur ein ganz kleiner Theil des definitiven Darmcanals in der Umgebung der Lebereinmündungsstelle dem Mitteldarm angehört. Vgl. hier auch das oben pag. 340 für Ligia Gesagte.

An die obige Darstellung der Mitteldarmbildung bei Arthrostraken, welche wir den Schilderungen Bullar's, Nusbaum's, Pereyaslawzewa's und Rossijskaya's entnehmen, schliessen sich nach Nusbaum die Verhältnisse von Mysis an (vgl. Fig. 242 und 243, pag. 337). Hier liegt das Entoderm ursprünglich als eine Zellanhäufung im hintersten Abschnitte des Keimstreifs (vgl. pag. 336). Bald vermehren sich die Entodermzellen und breiten sich auf der ganzen ventralen Fläche des Embryos aus. Später gelangen sie auch auf die lateralen und dorsal gelegenen Parthien, und auf diese Weise wird der Nahrungsdotter von einer Entodermzellschicht umwachsen. Während sich diese Umwachsung in den hinteren Parthien des Embryos vorbereitet, bildet das Entoderm im vorderen Theile (hinter dem Mandibelsegmente) zwei laterale, aus grossen succulenten Zellen gebildete Rinnen (Fig. 243, *l*), die Anlagen der Leberschläuche, welche später durch entodermales Epithel an der Ventralseite mit einander in Verbindung treten. Hier erheben sich zwei Längsfalten, welche mit den sich einkrümmenden oberen Rändern der Rinnen verwachsen, wodurch die Trennung der Leberschläuche von dem mittleren Theil des Darmcanals erfolgt. Gleichzeitig zerfallen die Leberschläuche durch eine Längseinfaltung in vier secundäre Leberschläuche in gleicher Weise, wie diess bei den Arthrostraken beobachtet wurde. Es scheint, dass bei Mysis bei Ausbildung des Mitteldarmsäckchens nicht der gesammte Nahrungsdotter ins Innere desselben aufgenommen wird, sondern dass im Kopfantheil eine Parthie desselben ausserhalb des Darms, also in der Leibeshöhle zu liegen kommt. Aehnlich ist die Lagerung des Nahrungsdotters bei Moina.

G. Herz.

Hinsichtlich der Entwicklung des Herzens müssen wir von Beobachtungen, welche Claus (No. 8 und 9) für Branchipus mitgetheilt hat, ausgehen. Hier bildet die somatische Mesodermschicht ein in einzelne Segmente getheiltes, ursprünglich der ventralen Fläche angehöriges Zellstratum, welches allmählich an den seitlichen Parthien der Haut emporwächst. Die äusserste Kante dieser emporwachsenden Mesodermsegmente wird durch eine einfache Reihe (Fig. 264 *c* und 265 *A*, *c*) succulenter Zellen (Cardioblasten Nusbaum) gebildet, welche im späteren Verlauf Halbmondform (Fig. 265 *B*, *c*) annehmen, so dass nun jederseits eine Halbrinne gebildet ist. Diese Halbrinnen lassen, indem sie in der dorsalen Mittellinie aufeinander treffen und verwachsen, das Rücken-

rohr (Fig. 265 *C*, *c*) hervorgehen. Letzteres zeigt sich demnach von seinem ersten Anfange an in einzelne segmentale Abschnitte (Kammern) gegliedert, deren Grenzen durch die seitlichen Ostien markirt sind. Aus dieser Entstehungsweise des Herzens scheint deutlich hervorzugehen, dass wir sein Lumen als einen Rest der primären Furchungshöhle zu betrachten haben (Bütschli, Schimkewitsch).

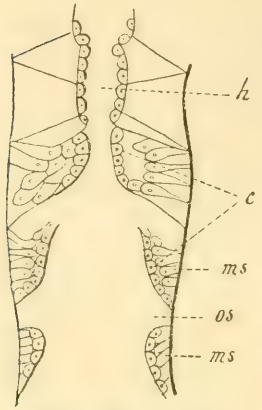


Fig. 264. Dorsalansicht einiger hinterer Körpersegmente einer jungen Branchipuslarve zur Darstellung der Herzentwicklung (nach Claus).

c Cardioblasten, *h* Herzhöhle, *ms* Mesodermsomiten, *os* Anlage der Ostien.

An den Grenzen der einzelnen segmentalen Abschnitte kommen die Ostien zur Entwicklung. Die Cardioblasten wandeln sich in die Muskelzellen der Herzwand um. Letztere stehen während ihrer Entwicklung mit ihrem unteren Ende in einer gewissen Verbindung mit dem Dorsaltheil der Muskelschicht der Darmwand. Von hier aus spannt sich ein queres Septum gegen die Körperwand aus, das pericardiale Diaphragma (Fig. 265 *C*, *s*), welches einen oberen Theil der Leibeshöhle, in dem das Herz gelegen ist, von der übrigen Leibeshöhle abgrenzt und allen Crustaceen zukommt.

In ganz gleicher Weise durch Verwachsung zweier Halbrinnen, die aus einer einzigen Zellreihe jederseits entstanden sind, entwickelt sich das Herz von Oniscus (Nusbaum). Auch die Herzbildung der Amphipoden (Pereyaslawzewa, Rossijskaya) ist auf diese Verhältnisse zurückzuführen. Während bei Oniscus das Herz in den hinteren Körperparthien zuerst angelegt wird, und die Herzbildung allmählich nach vorne fortschreitet, legt sich das Herz der Amphipoden zunächst in der mittleren Körperregion an. Gleichzeitig entsteht vor dem Dorsalorgan auf dieselbe Weise ein Gefässstamm. Beide Anlagen verwachsen erst nach Rückbildung des Dorsalorgans mit einander, sodass letzteres für die Ausbildung des einheitlichen Rückenrohres ein Hemmniss darstellt. Bei den Amphipoden geht die Verwachsung der beiden Halbrinnen in der Weise vor sich, dass die ventrale Verwachsung früher eintritt als die dorsale. Diess führt uns zu den Verhältnissen der Decapoden über.

Bei Astacus ist die erste Anlage des Herzens als eine Ansammlung von Mesodermzellen im hintersten Theile der Embryonalscheibe zu erkennen (vgl. pag. 333 Fig. 240 *B*, *h*), also hinter jener Stelle, von welcher der ventralwärts umgeschlagene Thoracoabdominaltheil entspringt. An Schnitten erkennt man, dass sich diese Mesodermzellen zur Bildung einer queren Platte vereinigen, welche sich jederseits an das Ectoderm anlegt. Der zwischen Ectoderm und Cardioblastenplatte befindliche Hohlraum ist der Innenraum des späteren Herzens. Diese Platte zeigt schon pulsirende Bewegungen, an denen sich das Ectoderm passiv betheiligt, bevor sie sich noch zur Bildung eines Rohres dorsalwärts einkrümmt (Reichenbach). Ganz ähnliche Verhältnisse beschreibt Lebedinsky für Eriphia (No. 57).

Die Entwicklung des Herzens von Mysis schliesst sich an die für Oniscus beschriebenen Verhältnisse an. Das Herz entsteht hier als Aushöhlung in einer Art von dorsalem Mesenterium, welches durch Verwachsung der seitlichen Ränder des somatischen Mesoderms gebildet wird. Die Bildung des Herzens schreitet von hinten nach vorne fort.

Als Grundform des Crustaceenherzens müssen wir ein langgestrecktes, mit zahlreichen, segmental angeordneten, venösen Ostienpaaren versehenes Rückengefäss annehmen, wie es sich bei den Branchipoden (vgl. unten pag. 394 Fig. 272 *h*) erhalten hat und auch den Stomatopoden zukommt. Das kurze, sackförmige Herz der Copepoden und Cladoceren stellt eine Rückbildungsform des langgestreckten Typus dar. Diese Rückbildung kann bei kleinen Entomostraken bis zu einem völligen Verschwinden des Herzens führen (viele Copepoden und Ostracoden). In gleicher Weise ist das kurze, sackförmige Herz der Decapoden mit Rücksicht auf die gestrecktere Herzform der Stomatopoden und Leptostraken durch Rückbildung von einer solchen Form herzuleiten. Es ist durch die Untersuchungen von Claus an dem Gefässsystem der Stomatopodenlarven im Hinblick auf die Verhältnisse der Arterienursprünge wahrscheinlich geworden, dass das Decapodenherz dem vordersten Abschnitte des Rückengefässes der Stomatopoden entspricht.

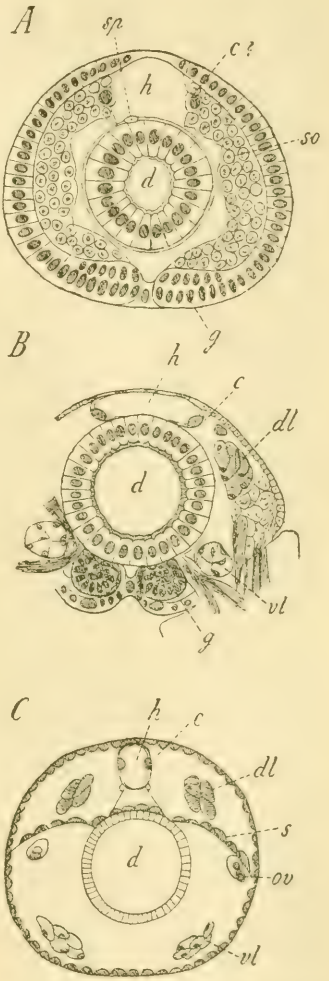


Fig. 265. Drei Querschnitte durch junge Branchipuslarven (nach Claus).

A Querschnitt durch ein Thoraxsegment des Metanaupliusstadiums, *B* Querschnitt durch ein Thoraxsegment eines späteren Stadiums, *C* Querschnitt durch ein Abdominalsegment eines noch späteren Stadiums.

c Cardioblasten, *d* Darmcanal, *dl* dorsaler Längsmuskel, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *h* Herzhöhle, *ov* Ovarium, *s* Pericardialseptum, *so* somatische und *sp* splanchnische Schicht des Mesoderms, *vl* ventraler Längsmuskel.

H. Drüsen.

Zwei Paare von Drüsen müssen bei den Crustaceen als modificirte Segmentalorgane betrachtet werden: die Antennendrüse (grüne Drüse) und die Schalendrüse. Während für die erstere von Reichenbach (No. 65) und Ischikawa (No. 51) die Entstehung derselben aus einer Ectodermeinstülpung behauptet worden war, hat Kingsley (No. 54) für Crangon die erste Entstehung derselben aus einer Ansammlung von Mesodermzellen nachgewiesen. Erst secundär öffnet sich das Säckchen nach aussen. Für die Schalendrüse der Cladoceren wurde von Grobben (No. 11) und Lebedinsky (No. 11 a) der mesodermale Ursprung festgestellt.

Unsere Ansicht, dass in diesen beiden, in früherer Zeit vielfach mit einander verwechselten Drüsenpaaren, Homologa der Segmentalorgane der Anneliden vorliegen, geht zum Theil auf Leydig und Gegenbaur zurück. Für die Antennendrüse stützt sie sich vor Allem auf die genauen, anatomischen

Untersuchungen Grobben's, und auf die Uebereinstimmung, welche hiernach in dem Bau dieser Organe mit den durch Sedgwick vollständig erkannten Nephridien von Peripatus sich ergiebt. Nach Grobben müssen wir an der Antennendrüse (sowohl der Entomostrakenlarven als der ausgebildeten Malakostraken) zwei Abschnitte unterscheiden: ein Endsäckchen und einen mehrfach verschlungenen Ausführungsgang, welcher häufig vor seiner Ausmündung an dem Basalglied der II. Antenne zur Bildung einer Erweiterung (Harnblase) anschwillt. Alle diese einzelnen Theile können durch Ausbildung secundärer Divertikel eine weitere Complication erlangen. Durch neuere Untersuchungen, welche mittelst der von Kowalevsky empfohlenen Indig-Carmin-Injection angestellt wurden, ist Weldon (No. 68)[1]) dazu gekommen, für Palaemon serratus einen complicirten Bau dieses Harnorgans anzunehmen, welcher sich dem oben gegebenen Schema nicht anschliesst. Man war bisher geneigt, in Uebereinstimmung mit den Befunden an Peripatus in dem Endsäckchen der Antennendrüse das Rudiment des Cölomsäckchen dieses Segmentes zu sehen. Weldon dagegen fand einen umfangreichen, vor der Geschlechtsdrüse gelegenen, mit der übrigen Leibeshöhle nicht communicirenden Cölomsack, welcher nach vorne mit zwei nach rechts und links abgehenden Nephridialcanälen in Zusammenhang steht, welche letztere sich zur Bildung der Harnblase erweitert. Diesem Canalsystem ist das Endsäckchen, einem Malpighi'schen Glomerulus vergleichbar, seitlich angefügt und mit der Harnblase durch 5 Canälchen verbunden. Bei der Unklarheit, in der wir uns hinsichtlich der Leibeshöhlenverhältnisse der Crustaceen noch immer befinden, ist eine Nachuntersuchung dieser merkwürdigen Ergebnisse sehr wünschenswerth. Vorläufig scheint es uns gerathen, noch an der durch Grobben begründeten Auffassung der Verhältnisse festzuhalten.

Dass mit den genannten Drüsenpaaren und den Harn ausscheidenden Theilen des Mitteldarms (bei Copepoden und Amphipoden) die Reihe der Excretionsorgane der Crustaceen noch lange nicht erschöpft ist, beweisen die oben erwähnten Fütterungsversuche Metschnikoff's und Kowalevsky's (Biol. Centralbl. IX. Bd.), durch welche in den Thoraxbeinen von Mysis Farbstoff anhäufende Röhrchen und bei Nebalia entsprechend gelagerte Zellgruppen nachgewiesen wurden.

Für Eriphia spinifrons hat Lebedinsky (No. 57) die Entwicklung eines „Segmentalorgans" beschrieben, welches als paarige Ausstülpung der Somatopleura angelegt wird. Das so entstandene Röhrchen verlängert sich nach vorne und bildet einen gewundenen Canal, welcher mit einer im Coxalgliede des ersten Kieferfusspaares entstehenden Ectodermeinstülpung in Communication tritt (Schalendrüse?).

I. Genitalorgane.

Ueber die Entwicklung der Genitalorgane bei den Crustaceen besitzen wir bisher nur ganz fragmentarische Nachrichten. Auf jeden Fall gehören die Anlagen der Geschlechtsdrüsen dem Mesoderm zu. Bei Cetochilus fand Grobben (No. 21) die Geschlechtsanlagen im Nauplius-stadium paarig und ventralwärts vom Darmcanal gelegen. Erst später rücken sie dorsalwärts über den Darm, wo sie sich zu einer unpaaren Anlage vereinigen. Jede Geschlechtsanlage besteht aus den grossen, eigentlichen Genitalzellen und aus angelagerten Mesodermzellen, welche die Hüllen und Ausführungsgänge liefern.

[1]) Vgl. ähnliche bestätigende Angaben von Marchal (Compt. Rend. Bd. 111) und Weldon (Quart. Journ. Micr. Sc. XXXII. Bd.).

Es hängt wahrscheinlich mit der Pädo-Parthenogenese von Moina[1]) zusammen, dass die Geschlechtsanlage als unpaare Genitalzelle schon während der Sonderung der Keimblätter zu erkennen ist.

Eine aus dieser Zelle durch Theilung hervorgegangene Zellmasse rückt in das Innere des Embryos und ordnet sich daselbst zu einer dorsalwärts über der Mitteldarmanlage gelegenen, unpaaren Platte, welche sich erst secundär in zwei Hälften theilt. Diese Zellmasse erhält später eine mesodermale Hülle.

Von Wichtigkeit sind die Angaben von Claus (No. 9) über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Branchipus. Hier ist die Anlage der Geschlechtsdrüse als ein paariger, in den drei bis vier vorderen Abdominalsegmenten zu den Seiten des Darms gelegener Strang schon in früheren Stadien zu erkennen. Die Ausbildung der Ausführungsgänge fällt jedoch erst in die spätere Periode der sexuellen Differenzirung (vgl. unten pag. 393) und geht von einer Umwandlung der Extremitätenanlagen des 12. und 13. postcephalischen Segmentes zu zwei Paaren von Genitalwülsten aus. Letztere vereinigen sich im weiblichen Geschlechte in der Medianlinie, während die der männlichen Anlage gesondert bleiben. In beiden Geschlechtern werden die Wülste des hinteren Segmentes von den vorderen überwachsen. Die vereinigten Wülste treten dann entweder als breiter Medianzapfen (Weibchen) oder als rechter und linker Seitenzapfen (Männchen) zu Tage. Das in den Genitalwülsten vorfindliche Zellmaterial kommt in der Weise zur Verwendung, dass die Mesodermzellen den ausführenden Apparat (Oviduct und Uterus — Samenleiter und Samenblase) nebst den zugehörigen Anhangsdrüsen liefern, während eine Ectodermwucherung am zweiten Wulstpaare beim Weibchen zum kurzen Ausmündungsabschnitt des Uterus (Vagina), beim Männchen zum langgestreckten, als Cirrhus vorstülpbaren Begattungsglied umgebildet wird.

Bei den Decapoden ist die Genitalanlage erst in den spätesten Stadien des embryonalen Lebens beobachtet worden. Bobretzky und Reichenbach (No. 65) vermuthen sie in zwei Zellsträngen, welche über dem Darmcanal gelegen sind. Nach Bobretzky liegen dieselben im Bereich des Mitteldarms unter dem pericardialen Septum, während Reichenbach die Anlage in hinteren Segmenten im Bereich des Enddarms beobachtete.

Bei Mysis fand Nusbaum (No. 39) die Genitalanlage in einer paarigen, hinter der Leberanlage gelegenen Zellgruppe, welche später bei Ausbildung der Leberschläuche mehr nach der Dorsalseite zu rückt, um später wahrscheinlich zu einer unpaaren, zwischen Herz und Darm gelegenen Anlage zu verschmelzen. Es muss als zweifelhaft erscheinen, ob einige im Stadium der Keimblätterbildung im Ectoderm beobachtete grosse Zellen, die später im Abdomen liegen, wirklich, wie der Autor will, auf die Genitalanlage zu beziehen sind.

Während wir aus allgemeinen Gründen geneigt sind, die Genitalanlage dem Mesoderm zuzurechnen, lassen Pereyaslawzewa und Rossijskaya (No. 70 bis 73) die Genitalzellen der Amphipoden der Wand des Mitteldarmes entstammen (!). Es rücken einzelne Entodermzellen (bei Orchestia auch aus den Leberschläuchen) aus dem Verbande des Mitteldarmepithels, um, von einer mesodermalen Hülle umwachsen, zur Anlage der Genitaldrüse zu werden. Eine ähnliche Entstehung der letzteren wurde bekanntlich von Sedgwick für Peripatus behauptet.

[1]) Bei Daphnia similis konnte Lebedinsky (No. 11a) die Genitalzellen durchaus nicht in so frühen Stadien unterscheiden, wie diess bei Moina möglich ist. Sogar im Naupliusstadium war hier die Anlage der Geschlechtsorgane noch nicht zu unterscheiden.

Litteratur über Embryonalentwicklung der Crustaceen.

Crustaceen im Allgemeinen.

1. **Beneden, E. van.** *Recherches sur la composition et signification de l'œuf. Mém. cour. et Mém. Sav. Étrang. de l'Acad. roy. des Sciences de Belgique. 34. Bd. 1870.*
2. **Beneden, E. van u. Bessels, E.** *Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. Mém. cour. et Mém. Sav. Étrang. Acad. Roy. Belgique. 34. Bd. 1870.*
3. **Gerstaecker, A.** *Crustacea in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. V. Bd. 1. Abth. 1. Hälfte 1866—1879. 2. Hälfte (im Erscheinen) 1881—1889.*
4. **Müller, F.** *Für Darwin. Leipzig. 1864.*
5. **Weismann, A.** *Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*
6. **Weismann, A. u. Ischikawa, C.** *Ueber die Bildung der Richtungskörperchen bei thierischen Eiern. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. Freiburg. 3. Bd. 1887.*
7. **Weismann, A. u. Ischikawa, C.** *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. Bd. 3. Abth. f. Anat. 1889.*

Phyllopoden.

8. **Claus, C.** *Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von Branchipus und Apus. Abhandl. Acad. Wiss. Göttingen. 18. Bd. 1873.*
9. **Claus, C.** *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Institut Wien. 6. Bd. 1886.*
10. **Dohrn, A.** *Unters. über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 3. Die Schalendrüse und die embryonale Entwicklung der Daphnien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 5. Bd. 1870.*
11. **Grobben, C.** *Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 2. Bd. 1879.*

11a. **Lebedinsky, J.** *Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*

12. **Müller, P. E.** *Bidrag til Cladocerernes Forplantnings-historie. Naturhistor. Tidskrift. (3) 5. Bd. 1868.*
13. **Nassonoff, N. B.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Krebsformen Balanus und Artemia (Russisch). Nachr. d. k. Ges. d. Liebhaber d. Naturwissensch., Anthropol. u. Ethnol. Moskau. 52. Bd. 1887.*
14. **Pelseneer, P.** *Observations on the Nervous System of Apus. Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. 25. 1885.*
15. **Ray Lankester, E.** *Appendages and nervous system of Apus cancriformis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 21. 1881.*
16. **Weismann, A. u. Ischikawa, C.** *Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. 4. Bd. Abth. f. Anat. 1891.*

Copepoden.

17. **Beneden, E. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. IV. Développement des genres Anchorella, Lernaeopoda, Brachiella et Hessia. Bull. Acad. Roy. Belgique (2). T. 29. 1870.*
18. **Claus, C.** *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. f. Naturgesch. 24. Bd. 1858.*
19. **Claus, C.** *Die frei lebenden Copepoden etc. Leipzig. 1863.*
20. **Fritsch, J. A.** *Note préliminaire sur l'ontogénie de nos Copépodes d'eau douce. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.*
21. **Grobben, C.** *Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Arb. Zool. Institut Wien. 3. Bd. 1881.*

22. **Hoek, P. P. C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryol. der frei lebenden Copepoden. Niederl. Arch. f. Zool. 4. Bd. 1877—1878.*

23. **Urbanowicz, Fel.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.*

24. **Urbanowicz, Fel.** *Contributions à l'embryologie des Copépodes. Arch. Slav. de Biol. Tom. 1. 1886.*

Cirripedien.

25. **Beneden, E. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. III. Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines. (Sacculina carcini Thomps.) Bull. Acad. Roy. Belgique. (2) 29. Bd. 1870.*

26. **Bovallius, C.** *Embryologiska Studier I. Om Balanidernas Utveckling. Stockholm. 1875.*

27. **Hoek, P. P. C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von Balanus. Niederl. Arch. f. Zool. 3. Bd. 1876—1877.*

28. **Lang, A.** *Die Dotterfurchung von Balanus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 12. Bd. 1878.*

29. **Nassonow, N.** *Zur embryonalen Entwicklung von Balanus. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.*

30. **Nussbaum, M.** *Vorl. Ber. über die Ergebnisse einer mit Unterstützung der k. Acad. ausgef. Reise nach Californien. Sitz. Ber. Akad. Berlin. 1887.*

31. **Nussbaum, M.** *Anat. Studien an Californischen Cirripedien. Bonn. 1890.*

Leptostraken.

32. **Claus, C.** *Ueber den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. Zool. Institut Wien. 8. Bd. 1888.*

33. **Metschnikoff, E.** *Zur Entwicklung von Nebalia (Russisch). 1868. 13. Bd. Sapiski Acad. St. Petersburg.*

34. **Metschnikoff, E.** *Sitzungsber. d. Verhandl. deutscher Naturforscher zu Hannover. 1865. p. 218.*

Cumaceen.

35. **Blanc, H.** *Développement de l'œuf et formation des feuillets primitifs chez la Cuma Rathkii Krŏy. Recueil Zool. Suisse. Tom. 2. 1885.*

36. **Dohrn, A.** *Ueber Bau und Entwicklung der Cumaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 5. Bd. 1870.*

Schizopoden.

37. **Beneden, E. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. II. Développement des Mysis. Bull. Acad. Roy. de Belgique. (2) 28. Bd. 1869.*

37a. **Boutchinsky, P.** *Observations sur le développement de Parapodopsis cornuta Czern. Mém. Soc. de Naturalistes de la Nouvelle-Russie. Odessa. 15. Bd. 1890. (Russisch.)*

38. **Nusbaum, J.** *Zur Embryologie der Schizopoden (Mysis Chamaeleo). Biol. Centralbl. 6. Bd. 1887.*

39. **Nusbaum, J.** *L'embryologie de Mysis chamaeleo (Thompson). Arch. Zool. Expér. (2) T. 5. 1887.*

40. **Wagner, Jul.** *Sur le développement des Schizopodes. Comm. prél. I. Sur la formation des feuillets embryonnaires de Neomysis vulgaris var. baltica Czern. Rev. Sc. Nat. Soc. Natural. St. Pétersbourg. 1. Ann. 1890. — II. La formation et la signification du sillon caudal de la Neomysis vulgaris var. baltica Czern. Rev. Sc. Nat. Soc. Natural. St. Pétersbourg. 1. Ann. 1890.*

Decapoden.

41. **Bobretzky, N.** *Zur Embryologie der Arthropoden. (Entwicklung von Astacus und Palaemon.) Aufzeichnungen (Sapiski) der Kiewer Gesellsch. d. Naturforscher. III. Bd. Kiew. 1873 (Russisch). Uns nur nach dem Referat von Hoyer im Jahresber. f. Anat. u. Phys. von Hofmann u. Schwalbe. 2. Bd. 1873 bekannt.*

42. **Brooks, W. K.** *The Embryology and Metamorphosis of Sergestidae. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.*

43. **Brooks, W. K.** *Lucifer, a study in Morphology. Phil. trans. R. Soc. London. Vol. 173. 1883.*

44. **Carrière, J.** *Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüssigen Crustaceen und der Arachnoiden. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.*

45. **Dohrn, A.** *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 6. Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse (Decapoda Loricata). Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

46. **Faxon, W.** *The development of Palaemonetes vulgaris. Bull. Museum Comp. Zool. Vol. 5. 1879.*

47. **Haeckel, E.** *Studien zur Gastraea-Theorie. II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena. 1877. (Separat aus: Jen. Zeitschr. f. Naturw. 9. Bd. 1875.)*

48. **Herrick, F. H.** *The development of the compound eye of Alpheus. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.*

49. **Herrick, F. H.** *Notes on the Embryology of Alpheus and other Crustacea and on the development of the compound eye. John Hopkins Univ. Circ. Vol. 6. No. 54. 1886 und Vol. 7. No. 63. 1887.*

50. **Herrick, F. H.** *The development of the American Lobster: Homarus Americanus. John Hopkins Univ. Circ. Vol. 9. 1890. No. 80.*

50a. **Herrick, F. H.** *The development of the American Lobster. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*

51. **Ischikawa, Ch.** *On the development of a freshwater macrurous crustacean Atyephyra compressa de Haan. Qu. Journ. Microsc. Sc. (2). Vol. 25. 1885.*

52. **Kingsley, J. S.** *The development of the compound eye of Crangon. Journ. of Morph. Vol. 1. 1887.*

53. **Kingsley, J. S.** *The development of Crangon vulgaris. 2. paper. Bull. Essex Inst. Vol. 18. 1887.*

54. **Kingsley, J. S.** *The development of the compound Eye of Crangon. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*

55. **Kingsley, J. S.** *The development of Crangon vulgaris. 3. paper. Bull. Essex Inst. Vol. 21. 1889.*

56. **Lebedinsky, J.** *Untersuchungen über die Entwicklung einer Seekrabbe (Eriphia spinifrons). (Russisch.) Odessa. Sapiski. 1889.*

57. **Lebedinsky, J.** *Einige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seekrabben. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*

58. **Lereboullet, A.** *Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse. Mém. Savans. Étrang. Paris. Vol. 17. 1862.*

59. **Mayer, P.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 11. Bd. 1877.*

60. **Mereschkowski, C.** *Eine neue Art von Blastodermbildung bei Decapoden. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.*

61. **Morin, J.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses (Russisch) im Sitzungsbericht Neuruss. Gesellsch. (Sapiski). Odessa. Tom. 11. 1886.*

62. **Parker, G. H.** *The history and development of the eye in the Lobster. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. May 1890.*

63. **Rathke, H.** *Ueber die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses. Leipzig. 1829.*

64. **Reichenbach, H.** *Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*

65. **Reichenbach, H.** *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. Senkenberg. Nat. Gesellsch. Frankfurt. 14. Bd. 1886.*

66. **Schimkewitsch, W.** *Einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.*

67. **Schimkewitsch, W.** *Einige Beobachtungen über die Entwicklung von Astacus leptodactylus. Nachr. k. Gesellsch. Freunde der Naturw. (Russisch). T. 50. 1886.*

68. **Weldon, W. J. R.** *Coelom and Nephridia of Palaemon serratus. Journ. Marine Biol. Assoc. Vol. 1. 1889.*

Amphipoden.

69. **Bessels, E.** *Einige Worte über die Entwicklungsgeschichte und den morphologischen Werth des kugelförmigen Organs der Amphipoden. Jen. Zeitschr. 5. Bd. 1870.*

70. **Pereyaslawzewa, Sophie.** *Le développement de Gammarus poecilurus Rathke. Bull. Soc. Natur. Moscou (2). Tom. 2. 1888.*

71. **Pereyaslawzewa, Sophie.** *Le développement de Caprella ferox Chrnw. Bull. Soc. Natur. Moscou (2). Tom. 2. 1888.*

72. **Rossijskaya, Marie.** *Le développement d'Orchestia littorea. Bull. Soc. Natur. Moscou (2). Tom. 2. 1888.*

73. **Rossijskaya-Koschewnikowa, M.** *Le développement de la Sunamphithoë valida Czerniavski et de l'Amphithoë picta Rathke. Bull. Soc. Natur. Moscou. 1890.*

74. **Uljanin, W.** *Blastoderm- und Keimblätterbildung bei Orchestia Montagui und mediterranea. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.*

75. **Uljanin, W.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

76. **Della Valle, A.** *Deposizione, fecondazione e segmentazione delle uova del Gammarus pulex. Atti della Soc. dei Naturalisti di Modena (3). Vol. 8. 1889.*

77. **De la Valette St.-George, A.** *Studien über die Entwicklung der Amphipoden. Abh. Naturf. Gesellsch. Halle. Bd. 5. 1860.*

Anisopoden.

78. **Claus, C.** *Ueber Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden. II. Arb. Zool. Inst. Wien. 1888. 7. Bd.*

Isopoden.

79. **Beneden, E. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I. Asellus aquaticus. Bull. Acad. Roy. Belgique (2). 28. Bd. 1869.*

80. **Bobretzky, N.** *Zur Embryologie des Oniscus murarius. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

81. **Bullar, J. F.** *On the development of the parasitic Isopoda. Phil. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.*

82. **Claus, C.** *Ueber die morphologische Bedeutung der lappenförmigen Anhänge am Embryo der Wasserassel. Anzeiger. Akad. Wissensch. Wien. 1887.*

83. **Dohrn, A.** *Die embryonale Entwicklung des Asellus aquaticus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 17. Bd. 1867.*

84. **Grosglik, S.** *Schizocöl oder Enterocöl? Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.*

85. **Nusbaum, J.** *L'embryologie d'Oniscus murarius. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*

85a. **Nusbaum, J.** *Beiträge zur Embryologie der Isopoden. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891. (Ligia oceanica.)*

86. **Packard, A. S.** *On the structure of the brain of the sessile-eyed Crustacea. Mem. of the National Academy of Science. Washington. 1884. 3. Bd.*

87. **Rathke, H.** *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasserassel. Leipzig. 1832.*

88. **Rathke, H.** *Recherches sur la formation et le développement de l'Aselle d'eau douce. Ann. Sc. Natur. (2). 2. Bd. 1834.*

89. **Rathke, H.** *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien. Riga u. Leipzig. 1837.*

90. **Reinhard, W.** *Sur le développement de Porcellio scaber. Trav. Soc. Natur. Kharkow. Tom. 20. 1887.*

91. **Reinhard, W.** *Zur Ontogenie des Porcellio Scaber. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.*

92. **Roule, L.** *Sur l'évolution initiale des feuillets blastodermiques chez les Crustacés isopodes (Asellus aquaticus L. et Porcellio scaber Latr.). Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 109. 1889.*

II. Metamorphose.

1. Das Naupliusstadium.

Der typische Ausgangspunkt für die Metamorphose der Crustaceen ist das sog. Naupliusstadium. In jenen Fällen, in denen das junge Thier erst in einem späteren Entwicklungsstadium aus dem Ei entschlüpft (z. B. bei den Cladoceren, den Arthrostraken, den meisten Decapoden), wo demnach das Naupliusstadium in die Reihe der Embryonalstadien verlegt ist, zeigt sich das letztere vielfach durch eine auf dasselbe folgende Ruhepause, sowie durch Abscheidung einer Larvenhaut (Naupliushaut) besonders markirt (vgl. oben pag. 322).

Der Körper des Nauplius (Fig. 266) weist im Allgemeinen eine ovale Form mit einem mehr abgerundeten vorderen und einem verschmälerten hinteren Leibesende auf. Im Uebrigen unterliegt die Körperform zahlreichen Variationen. Wir finden flachgedrückte, seitlich comprimirte, langgestreckte, ja sogar querverbreiterte Nauplien. Der Besitz von drei Extremitätenpaaren [den späteren ersten Antennen (*a'*), zweiten Antennen (*a''*) und Mandibeln (*md*)] weist darauf hin, dass wir im Nauplius bereits eine segmentirte Larvenform vor uns haben. Doch ist am Körper des Nauplius diese Segmentirung äusserlich nicht erkennbar, wenngleich die betreffenden Segmentgrenzen an den zum Nauplius hinüberführenden Embryonalstadien angedeutet sein können (freilebende Copepoden, Cirripedien). In den typischesten Fällen kommt dem Nauplius keine schildförmige Duplicatur des Rückenintegumentes zu, doch kann eine solche (die gewöhnlich erst in späteren Stadien angelegt wird) in einzelnen Fällen auch schon am Nauplius deutlich erkennbar (Cirripedien vgl. Fig. 279 *A*) oder doch wenigstens durch kleine Hautfalten der Rückenfläche angedeutet sein. Das hintere Körperende entbehrt noch paariger Furcalfortsätze, doch treten daselbst paarige Borsten (Furcalborsten) auf. Von den Extremitäten sind die des vordersten Paares (*a'*, ersten Antennen) einästig, aus wenigen Gliedern bestehend oder noch ungegliedert. Sie dienen zur Locomotion und sind wohl auch bereits als Träger von Sinnesorganen von Bedeutung. Die beiden hinten folgenden Extremitätenpaare sind in der Form zweiästiger Ruderbeine entwickelt. Von diesen steht das erste (*a''*, II. Antenne) zu den Seiten des Mundes und ist durch einen von seinem Basalglied nach innen vorspringenden kräftigen, hakenförmigen Kaufortsatz, welcher bei der Nahrungsaufnahme zur Verwendung kommt, ausgezeichnet. Ebenso functionirt das dritte Extremitätenpaar (*md* Mandibeln) noch hauptsächlich als Locomotionsorgan. Eine Kaulade ist an seinem Basalabschnitt nicht entwickelt oder kaum angedeutet. Doch können sich auch hier ähnliche hakenförmige Kaufortsätze vorfinden. Die zwischen den II. Antennen (in deren Basalabschnitt die schleifenförmige Antennendrüse (*at*) ausmündet) gelegene Mundöffnung ist von einer oft excessiv grossen, helmförmigen Oberlippe überdeckt und führt in den Darmcanal, an welchem wir einen kurzen Oesophagus, einen erweiterten Mitteldarm und den Enddarm unterscheiden können. Die Afteröffnung kann den ersten Naupliusstadien noch fehlen (Cetochilus, Cyclops). Mehrfach ist für die ersten Stadien eine ursprünglich dorsale Lagerung der Afteröffnung beobachtet [Cirripedien (vgl. pag. 405, Fig. 280), Cetochilus (vgl. pag. 424, Fig. 288 *B*), embryonales Entwicklungsstadium der Cladoceren (vgl. oben pag. 347, Fig. 249)],

während dieselbe erst später an das hintere Körperende zwischen die daselbst entwickelten Furcalfortsätze rückt. Das Nervensystem hat seinen ursprünglichen Zusammenhang mit dem Ectoderm bewahrt, es besteht aus dem oberen Schlundganglion, den Commissuren und den ersten Ganglienpaaren der Bauchkette. Die II. Antenne wird von einem hinter dem Munde gelegenen Ganglienpaar aus innervirt (Claus, Dohrn), ein Verhältniss, welches bei den Phyllopoden auch im ausgebildeten Zustande erhalten ist. Von Sinnesorganen ist das unpaare, in der Stirngegend gelegene, aus drei Theilen zusammengesetzte Naupliusauge zu erwähnen. Von Muskeln sind hauptsächlich die Extremitätenmuskeln entwickelt, welche an einer Stelle in der Mitte der dorsalen Parthie ihren Ansatzpunkt finden. Ein Herz ist noch nicht ausgebildet.

Wenngleich am Körper des Nauplius eine Segmentirung äusserlich nicht erkennbar ist, so müssen wir an demselben doch folgende Segmente trennen: Ein vorderes, präorales oder primäres Kopfsegment, den hintersten Körperabschnitt als das End- oder Analsegment und die dazwischen gelegenen echten Rumpfsegmente. Als letztere werden wir den der II. Antenne zukommenden Leibesabschnitt, ferner ein Mandibularsegment annehmen müssen. Der Nauplius wäre sonach aus dem primären Kopfsegment, zwei aufeinanderfolgenden Rumpfsegmenten und dem Endsegment zusammengesetzt. Wir haben aber oben pag. 365, 366 darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch der Region der I. Antenne ein eigenes Rumpfsegment entspricht, welches frühzeitig seine Selbstständigkeit verloren hat. Das Kopfsegment und Endsegment sind zu den Rumpfsegmenten in einen gewissen Gegensatz zu stellen, insoferne nur den letzteren echte Extremitätenanlagen zukommen. Das Endsegment des Nauplius enthält die hinterste zum späteren Analsegment sich ausbildende Körperparthie und eine an der vorderen Grenze derselben gelegene Knospungszone, von welcher die stetige Production neuer Rumpfsegmente ausgeht.

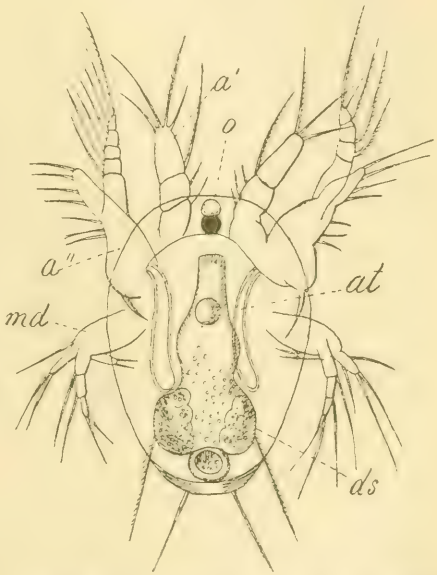


Fig. 266. Nauplius von Cyclops (nach Claus).

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *o* Naupliusauge, *at* Antennendrüse, *dr* Darmaussackungen mit Harnzellen.

Die oben geschilderte Grundform des Nauplius erleidet im Einzelnen zahlreiche Variationen, die zum Theil noch Gegenstand späterer Schilderung sein werden. In den meisten Fällen sind an den sog. Naupliusstadien nicht nur die oben aufgezählten Rumpfsegmente zu erkennen, sondern es machen sich auch schon die Anlagen weiterer, hinten folgender Segmente bemerkbar. Solche, eine höhere Stufe der Leibesgliederung aufweisende Stadien werden richtiger mit dem von Claus (No. 8) vorgeschlagenen Namen als Metanauplien bezeichnet, unter welcher Benennung man sämmtliche an die

Naupliusform sich anschliessende Larvenstadien zusammenfasst, welche durch den Besitz von hinter dem Mandibularsegment gelegenen Rumpfsegmenten und wohl auch daselbst zur Entwicklung gekommener Extremitäten über die Gliederung der Naupliusstufe hinaus gediehen sind, im Uebrigen aber noch den Habitus des Naupliusstadiums bewahrt haben. Eine solche Erweiterung des Naupliusbegriffes erscheint um so zulässiger, als O. F. Müller sein vermeintliches Genus Nauplius für eine Cyclopslarve mit vier Extremitätenpaaren aufstellte, während er das entsprechend jüngere Stadium mit drei Extremitätenpaaren als Amymone bezeichnete. Nachdem man die Zugehörigkeit des Müller'schen Genus Nauplius in den Entwicklungskreis von Cyclops erkannt hatte (Jurine), wurde der Name „Nauplius" für sämmtliche ähnlich gestaltete Krebslarven acceptirt.

Man hat eine Zeit lang im Anschlusse an Fritz Müller (No. 16) in dem Nauplius eine Larvenform von hoher phylogenetischer Bedeutung erblickt (Haeckel, Dohrn No. 9), indem man der Ansicht war, dass er die gemeinsame Stammform sämmtlicher Crustaceen repräsentire. In welcher Weise diese Stammform ihren Anschluss an die niederen Thiergruppen finden sollte, darüber wurden die Ansichten weniger bestimmt ausgesprochen. Doch glaubte man die nächsten Verwandten der hypothetischen Stammform in der Nähe der Räderthiere oder Anneliden suchen zu sollen. Der erste, der gegen diese herrschende Ansicht auftrat, war Hatschek (No. 15), welcher auf die Uebereinstimmung im Körperbau der Crustaceen und Anneliden hinwies und urgirte, dass wir der gemeinsamen Stammform der Crustaceen bereits einen aus zahlreichen Körpersegmenten zusammengesetzten Leib zuschreiben müssten und daher eine directe Ableitung dieser Stammform von den Anneliden supponiren könnten. Diese Anschauung gewann eine wesentliche Stütze in der genaueren Kenntniss über den Bau zweier Drüsenpaare (der Schalendrüse und Antennendrüse), deren Homologie mit den Segmentalorganen der Anneliden bereits von Leydig und Gegenbaur behauptet worden war. So neigte man sich allmählich der jetzt acceptirten Ansicht (Dohrn No. 11) zu, dass die Naupliusform nicht in den Kreis der directen Crustaceenahnen gehöre, sondern eine cänogenetische, adaptiv veränderte Larvenform sei, an welcher specifische Crustaceencharactere (z. B. die Form der Extremitäten, die starke Cuticularisirung der Körperfläche und die damit verbundene Entwicklung borstenförmiger Fortsätze, der Mangel von Wimperepithelien, die Auflösung der Cölomsäcke und lacunäre Ausbildung der Leibeshöhle) frühzeitig zur Entwicklung kommen. So zeigt die Naupliusform in ihrem Bau und ihrer histologischen Beschaffenheit typische Crustaceencharactere, während sie nach der Gliederung ihres Leibes auf einer Stufe steht, welche wir höchstens der einer polytrochen Annelidenlarve gleichsetzen könnten. Der Nauplius ist demnach eine durch frühzeitige Entwicklung des (phylogenetisch in viel späteren Stadien entstandenen) Crustaceenhabitus secundär abgeänderte Larvenform.

Ein Hauptgrund für die Auffassung des Nauplius als Stammform der Crustaceen war in der allgemeinen Verbreitung dieser Larvenform in den verschiedensten Krebsgruppen gegeben. Es ergiebt sich aus diesem typischen Vorkommen des Nauplius in der Entwicklung sämmtlicher Crustaceen, dass bereits die hypothetische gemeinsame Ahnenform der Crustaceen sich durch ein Naupliusstadium entwickelte, dass demnach jene oben erwähnte Abänderung in der Ontogenie der Crustaceen in sehr frühen Zeiten vor sich gegangen ist. Es wird uns dies nicht allzusehr in Erstaunen versetzen, wenn wir bedenken, in welch' beträchtlichem Masse die Ontogenie einer Form durch eine die ausgebildete Form betreffende Variation beeinflusst zu werden pflegt. Nur insofern die Verbreitung der Naupliuslarve uns zu

Schlüssen hinsichtlich der Ontogenie der Stammform der Crustaceen berechtigt, ist ihr eine gewisse phylogenetische Bedeutung beizumessen (Hatschek, Lehrbuch der Zool., pag. 25).

Die weitere Entwicklung des Naupliusstadiums vollzieht sich bei vielen Entomostraken z. B. bei den Phyllopoden und zum Theil auch bei den Copepoden auf dem Wege einer durch zahlreiche Häutungen vermittelten Reihe ganz allmählicher Formveränderungen, durch welche unter fortschreitender Vermehrung der Körpersegmente und Extremitätenpaare, unter dem Anwachsen der dorsalen Schalenduplicatur, der Anlage der Seitenaugen und anderen Umwandlungen successive der ausgebildete Zustand erreicht wird. Während so die Metamorphose bei diesen niederstehenden Formen einen verhältnissmässig einfachen Verlauf beibehält, gewinnt sie im Kreise der Malacostraken eine Complication, indem sich selbstständigere Larvenformen, vor Allem die Zoëa, einschieben, welche nicht der directen Reihe von Umwandlungen zwischen dem Nauplius und dem ausgebildeten Zustande angehören, sondern, durch secundär erworbene Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet, eine Erweiterung des Bereichs der der Metamorphose zugehörigen Formumwandlungen bedingen. (Vgl. hinsichtlich der Metamorphose der Malacostraken unten pag. 436.)

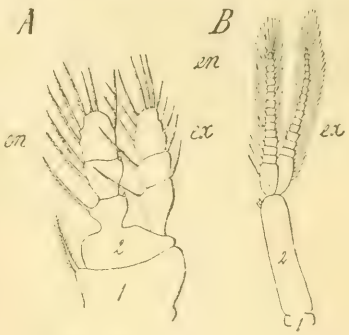


Fig. 267. *A* Thoraxbein eines Copepoden (nach Claus).
B Abdominalbein von Gammarus locusta (nach Boas).
1 erstes, *2* zweites Glied des Protopoditen, *en* Endopodit, *ex* Exopodit.

2. Grundform der Crustaceen-Gliedmaassen.

In den beiden hinteren Paaren der Naupliusextremitäten ist eine sehr ursprüngliche Form der Crustaceengliedmaassen gegeben. Wenn wir von den 1. Antennen (Antennulae) absehen, welche durchgehends eine heteromorphe Bildung aufweisen, so können wir sämmtliche Crustaceenbeine auf ein Grundschema zurückführen, das dem zweiästigen Typus des zweiten und dritten Paares der Naupliusextremitäten entspricht. Wir können stets einen proximalen Abschnitt, als Extremitätenstamm oder Protopodit (Huxley) unterscheiden, welcher sich in zwei distal gelegene Gabeläste spaltet, von denen der innere als Innenast oder Endopodit (Fig. 267 *en*), der äussere als Aussenast oder Exopodit (*ex*) bezeichnet zu werden pflegen. Während Exopodit und Endopodit beträchtlichen Variationen unterliegen, indem sie entweder ungegliedert in Form lamellöser oder anders gestalteter Anhänge zur Entwicklung kommen oder in eine sehr wechselnde Zahl von abgesetzten Gliedern zerfallen, lässt der Protopodit in den meisten Fällen eine Zusammensetzung aus zwei Gliedern (Fig. 267, 268, *1*, *2*) erkennen, von denen das erste (proximale) mit Claus als Basalglied (*1*), nach Huxley als Coxopodit bezeichnet wird, während das zweite (distale) als Stammglied (Claus) (*2*) oder Basipodit (Huxley) unterschieden wird. Es muss erwähnt werden, dass in vielen Fällen (besonders bei den Malacostraken) die Gliederreihe des Endopodits in der directen Fort-

setzung des Protopodits gelegen zu sein scheint, (z. B. Fig. 268, *B*) während der Exopodit mehr einen Seitenanhang darstellt. Doch werden wir dies Verhalten nicht als das ursprüngliche betrachten dürfen.

Da die ventralwärts gestellten, einander genäherten Crustaceenbeine ein Gegeneinanderwirken der beiden Hälften eines und desselben Paares gestatten, so finden wir häufig an der Innenseite der Glieder des Endopodits und Protopodits Fortsatzbildungen der verschiedensten Art, welche zum Zweck einer mechanischen Einwirkung auf dazwischengerathene Fremdkörper (Nahrungspartikelchen) entwickelt sind. Solche Fortsätze, im Allgemeinen als Enditen bezeichnet, führen, insoweit sie am Protopodit auftreten, besondere Namen (Fig. 268 *k*) und werden als Kieferhaken, Kieferlamellen sowie Lappen oder, wenn sie stärker chitinisirt und an der Innenseite bezahnt sind, als Kauladen unterschieden. Wir haben oben (Fig. 266, pag. 385) an dem Protopodit der zweiten Antenne die Entwicklung solcher Kieferhaken beobachtet.

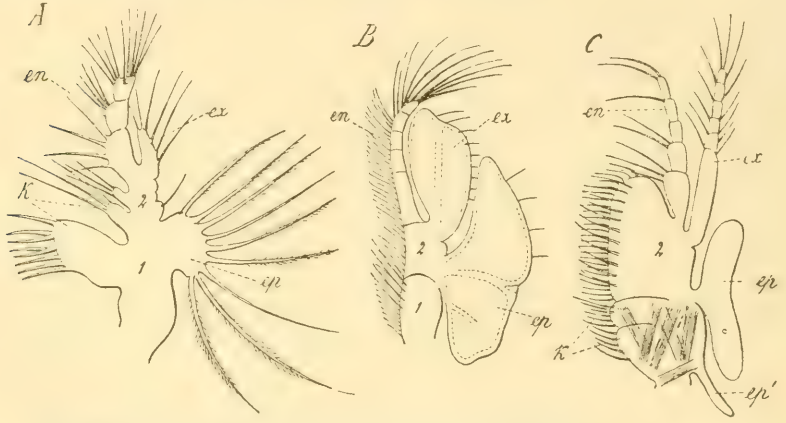


Fig. 268. Verschiedene Krebsgliedmaassen (nach Claus).

A Maxille von Calanella, *B* Thoraxfuss von Nebalia, *C* erster Maxillarfuss einer älteren Penaeuslarve.

1 erstes, *2* zweites Glied des Protopoditen, *k* Kaufortsätze desselben, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *ep* Epipodialplatte, *ep'* Anlage eines Kiemenschlauches.

Ein weiterer Bestandtheil des Crustaceenbeines, welcher jedoch nicht regelmässig zur Entwicklung kommt, findet sich an der Aussenseite des Protopodits und steht in den meisten Fällen in Beziehung zur Bewegung des umgebenden Wassers und der respiratorischen Function. Wir werden diese Anhänge, welche auch in der Mehrzahl auftreten können als Epipoditen (Fig. 268 *ep*) bezeichnen, gleichviel ob sie mehr lamellös entwickelt sind (Epipodialplatte *ep*) oder mit reicher Blutcirculation im Inneren ausgestattete Kiemensäckchen oder Kiemenschläuche (*ep'*) darstellen (vgl. oben pag. 371). Es scheint, dass die Epipodialanhänge in der Regel dem Coxopodit oder Basalglied zugehören.

Die vielfachen Abänderungen und Rückbildungen, denen diese einzelnen Bestandtheile des Crustaceenbeines im Einzelnen unterliegen, werden im Folgenden öfters zur Sprache kommen. Es scheint, dass die gestreckten Beinformen sich erst allmählich entwickelt haben, und dass die lamellöse verbreiterte Beinform, wie sie den meisten Phyllopoden (Fig. 269) und

den Thoraxbeinen (Fig. 268 *B*) von Nebalia zukommt, einem ursprünglicheren Typus entspricht.

Es ist noch nicht völlig sichergestellt, in welcher Weise die einzelnen Theile des blattförmigen Phyllopodenfusses auf das oben geschilderte Schema des Crustaceenbeines zu beziehen sind. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit scheint uns die Deutung Ray Lankester's für sich zu haben, nach welchem von den sechs der Innenseite angehörigen Enditen der fünfte dem Endopodit (Fig. 269 en^5), der sechste dem Exopodit (en^6) entspricht. Diese Deutung wird durch die Beobachtungen von Claus (No. 20, 21), denen zufolge an dem sich entwickelnden Bein von Branchipus diese beiden Lappen zuerst gesondert werden, gestützt. Die viel später auftretende Fächerplatte (*ep*) ist dann, ebenso wie das Kiemensäckchen (*ep'*) als ein Epipodialanhang zu betrachten. Ein Zerfall des Stammtheiles der Extremität in einzelne Glieder, wie unsere Figur 269 ihn aufweist, gehört an dem Phyllopodenbein zu den Ausnahmen.

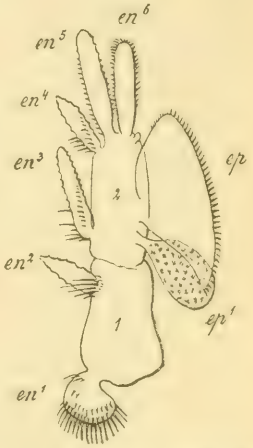


Fig. 269. Zweites Thoraxbein von Apus cancriformis (nach Ray Lankester).

1 erstes, *2* zweites Stammglied, en^1, en^2, en^3, en^4, en^5, en^6 erster bis sechster Endit, *ep* Fächerplatte (Epipodiallamelle), *ep'* Kiemensäckchen.

Man ist versucht, die typische zweiästige Form des Crustaceenbeines direct von der ähnlichen gegabelten Gestalt der Annelidenparapodien herzuleiten. Hiefür spricht die eben erwähnte Thatsache, dass die Sonderung von Exopodit und Endopodit sich an den Beinanlagen von Branchipus ungemein frühzeitig geltend macht (Claus). Während aber die Annelidenparapodien im Allgemeinen der Lateralseite des Körpers angehörige Fortsatzbildungen darstellen, sind die Extremitäten der Crustaceen nach der Ventralseite gerückt und einander genähert, was wohl darauf hindeutet, dass wir uns die zwischen Anneliden und Crustaceen vermittelnde Stammform als eine am Grunde des Meeres kriechende Form zu denken haben. Die gegenseitige Einwirkung der Extremitäten und die damit in Verbindung stehende Entwicklung von Enditen ist demnach eine Neuerwerbung im Bereiche der Crustaceen. Dagegen wird man wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit die Epipodialanhänge auf Dorsalcirren der Anneliden beziehen dürfen. Gegen letztere Auffassung spricht allerdings das verspätete Auftreten dieser Bildungen in der Ontogenie der Crustaceen. Doch darf man nicht vergessen, dass eine Steigerung des respiratorischen Bedürfnisses erst bei einer gewissen Körpergrösse sich geltend zu machen pflegt und es somit erklärlich scheint, wenn kleine Krebslarven (ebenso wie ausgebildete Formen von geringer Körperentwicklung) der Kiemenanhänge entbehren.

3. Phyllopoden.

A. Branchiopoda.

Die Larven der Branchiopoden besitzen, nachdem sie aus dem Ei entschlüpft sind, im Allgemeinen den Habitus der Naupliusform, lassen jedoch eine Sonderung des Körpers in einen vorderen cephalischen Abschnitt, welcher die Naupliusgliedmaassen trägt, und einen hinteren thoracoabdominalen Abschnitt erkennen. Mit Rücksicht auf den Umstand, dass

an dem letzteren bereits eine Anzahl von Körpersegmenten angelegt ist, müssen wir das erste Larvenstadium der Branchiopoden als Metanauplius (Fig. 270 *A*) bezeichnen. Das betreffende Stadium zeigt bei den verschiedenen Branchiopodengattungen einen ungemein übereinstimmenden Bau. In der Regel fehlt noch die Anlage der dorsalen Schalenduplicatur, welche erst in späteren Stadien zur Entwicklung kommt. Die weitere Metamorphose verläuft höchst einfach, indem vom hinteren Körperende aus successive neue Segmente angelegt werden und in derselben Reihenfolge das Hervorsprossen der Extremitätenanlagen sich vollzieht. Eine Ausnahme von dieser regelmässigen Entwicklungsweise machen die Extremitäten der Maxillarregion, welche entsprechend ihrer geringen Entwicklung im ausgebildeten Thiere verspätet zur Anlage kommen. Während so allmählich die Gliederung des Körpers sich der der ausgebildeten Form nähert, vollzieht sich die Entwicklung des paarigen zusammengesetzten Auges, der der Maxillarregion zuzurechnenden Schalenduplicatur, die Ausbildung der inneren Organe und die Rückbildung und Umgestaltung der drei Naupliusbeinpaare.

Als Typus mag uns die Entwicklung von Apus dienen, welche durch die Untersuchungen von Zaddach (No. 31), Brauer (No. 18) und vor Allem von Claus (No. 20, 21) eingehend bekannt geworden ist. Der Metanauplius von Apus (Fig. 270 *A*) hat im Allgemeinen eine ovale, nach hinten verschmälerte Gestalt, und zeigt, sobald er aus dem Ei kommt, noch die ursprüngliche Krümmung nach der Dorsalseite (Brauer), welche später einer geraden Streckung des Körpers Platz macht. Von inneren Organen ist nur das Naupliusauge und der vorne erweiterte Darmcanal zu erkennen, welcher in einer am hinteren Körperende gelegenen Einbuchtung ausmündet. Die drei Gliedmaassenpaare zeigen den für den Nauplius typischen Bau. Die erste Antenne (*1*), welche zu den Seiten der grossen helmförmigen Oberlippe sich inserirt, ist einfach stabförmig, ungegliedert und trägt an ihrer Spitze zwei Borsten. Die zweite Antenne (*2*) ist ein umfangreicher, zweiästiger Ruderfuss. Sie trägt an ihrer Basis einen beweglichen Kieferhaken. Der Endopodit ist klein, an seinem Ende beborstet, während der fünfgliedrige Exopodit an seiner Innenseite mit fünf Ruderborsten besetzt ist. Die Mandibel (*3*) ist kleiner, wiederholt aber im Allgemeinen den Bau der zweiten Antenne. Ein Kieferhaken fehlt hier; die spätere Kaulade lässt sich nur in der Anlage als schwache Vorwölbung an der Innenseite des Protopodits erkennen. Endopodit und Exopodit sind ungegliedert, an ihren Enden mit Borsten besetzt. Der die Naupliusextremitäten tragende vordere oder cephalische Körperabschnitt grenzt sich in seinem dorsalen Antheil nach hinten durch eine kleine Vorwölbung ab, in welcher wir die erste Anlage des Rückenschildes erkennen. In der Mitte dieses vorderen Dorsalantheils bemerkt man als hellere, rundliche, scharf umschriebene Stelle die Anlage der bei den Phyllopoden so verbreiteten Nackendrüse (vgl. oben pag. 351). Am hinteren, thoracoabdominalen Abschnitt sind fünf aufeinander folgende Thoracalsegmente als Querwülste (*I—V*) angelegt.

Nach der ersten Häutung (Fig. 270 *B*) erscheint die Körperform durch die schildförmige Verbreiterung des vorderen Körperabschnittes und die Streckung des kegelförmig verengerten hinteren Leibesabschnittes wesentlich verändert. Der Rückenschild überdeckt nun schon das erste Thoracalsegment von der Dorsalseite. Die Naupliusextremitäten haben im Wesentlichen denselben Charakter beibehalten. Der Endopodit der zweiten Antenne ist nun zweigliedrig. An dem Basalabschnitt der Man-

dibel (*3*) hat sich eine kräftige, am Innenrande gezähnelte Kaulade entwickelt, welche von der jetzt relativ kleineren Oberlippe überdeckt wird. Hinter den Mandibeln ist das erste Maxillenpaar als einfache Platte (*4*) angelegt. An den vordersten Thoraxsegmenten sind drei bis vier gelappte Extremitätenanlagen zu erkennen. Die Zahl der Thoraxsegmente hat sich durch das Hinzukommen neuer Anlagen bis auf acht vermehrt. Am hinteren Körperende sind die ansehnlichen Furcalfortsätze zur Entwicklung gekommen. Erwähnenswerth für dieses Stadium ist ferner: die Ent-

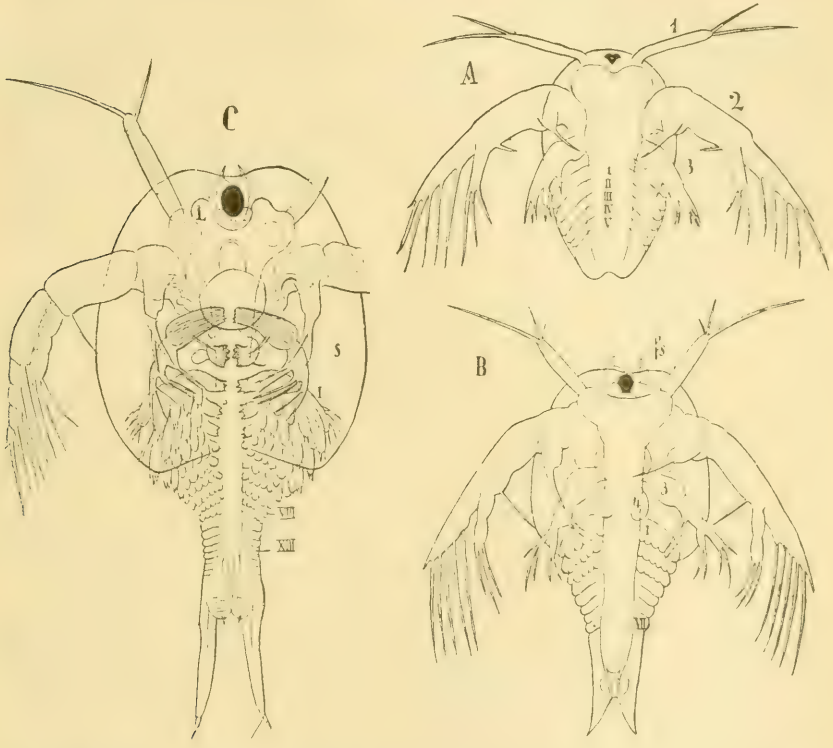


Fig. 270. Drei Larvenstadien von Apus cancriformis nach Claus, aus Lang's Lehrbuch).

A eben ausgeschlüpfte Larve (Metanauplius), *B* zweites Larvenstadium mit den vorderen Maxillen und sieben (oder acht) Thoraxsegmenten, *C* viertes Larvenstadium mit ungefähr fünfzehn Thoraxsegmenten.

1 erste, *2* zweite Antenne, *3* Mandibel, *4* erste Maxille, *I—XIII* erstes bis dreizehntes Rumpfsegment, *fs* frontales Sinnesorgan, *s* Rückenschale, *L* Leber.

wicklung der als griffelförmige Fäden auftretenden, neben dem Nauplius-auge gelegenen frontalen Sinnesorgane (*fs*), die Anlage der Leberausstülpungen an dem erweiterten vordersten Abschnitt des Mitteldarms, das Deutlichwerden der Antennendrüse in dem Basalabschnitt der II. Antenne, sowie die erste Anlage der Schalendrüse in den unteren Seitentheilen des Rückenschildes.

Das dritte Larvenstadium (nach der zweiten Häutung) weist nun schon an den sechs vordersten Thoraxsegmenten gelappte Beinanlagen auf:

an dem siebenten Segment ist eine ungelappte Beinanlage vorhanden, und dahinter finden sich noch zwei bis drei Segmentanlagen. Hinter dem ersten Maxillenpaare ist die Anlage eines zweiten Paares als querliegende Erhebung zu erkennen. Die Schalendrüse tritt nun an den Seitentheilen des wenig vergrösserten Rückenschildes deutlicher hervor. In diesem Stadium lässt sich bereits die Herzanlage erkennen, welche von der Maxillarregion nach hinten bis zum sechsten Thoracalsegment reicht. Hier hinten werden mit der fortschreitenden Entwicklung der Segmente neue Herzkammern angefügt (vgl. oben pag. 376, Fig. 264).

Das vierte Larvenstadium (Fig. 270 *C*) zeigt an den sieben vordersten Thoraxsegmenten deutlich gelappte, an den zwei folgenden undeutlich gelappte und an den drei bis vier dahinterliegenden gänzlich ungelappte, in der Entstehung begriffene Beinanlagen. Der Thoraxschild (*s*) sowohl als die Furcalfortsätze haben sich beträchtlich vergrössert. Als wichtige Neuanlagen machen sich die über und hinter dem Naupliusauge auf der Rückenseite sichtbaren Anlagen des paarigen Auges bemerkbar, in denen sich Pigment abzulagern beginnt. Diese Anlagen werden zugleich mit den sich entwickelnden optischen Ganglien in den folgenden Stadien immer deutlicher.

Das fünfte Stadium besitzt neun deutlich gelappte Beinpaare, ein zehntes undeutlich gelapptes und vier darauf folgende noch ungelappte. Dahinter sind sechs weitere Segmentanlagen zu erkennen. In diesen Stadien schreitet die Bildung des Herzens und die Verästelung der Leberschläuche durch Bildung secundärer Divertikel allmählich vorwärts. Während in den späteren durch zahlreiche Häutungen aus einander hervorgehenden Stadien der Körper durch das Auftreten weiterer Segmente und Beinanlagen, durch das Anwachsen des Rückenschildes, welcher allmählich fast den ganzen hinteren Körperabschnitt bedeckt, sowie durch die Verlängerung der Furcalfortsätze sich allmählich immer mehr der Gestaltung des ausgebildeten Thieres nähert, erfolgt eine Rückbildung der Naupliusgliedmaassen, von denen die erste Antenne als kurzer zweigliedriger Stummel, die zweite Antenne als ein noch kleineres ungegliedertes Rudiment sich erhält, während von der Mandibel nur das zur mächtigen Kaulade umgestaltete Basalglied erhalten bleibt. Der ganze distale Theil dieser Extremität ist als ein immer mehr in Rückbildung begriffener Mandibulartaster an den späteren Larvenstadien noch zu erkennen, bis er schliefslich verschwindet. Hand in Hand mit der Rückbildung dieser Gliedmaassen geht eine Aenderung in der Bewegungsweise vor sich. Während die Larve sich in den ersten Stadien durch die Ruderschläge der zweiten Antenne stossweise forttrieb, wird jetzt die Fortbewegung durch die Schwimmaction der Ruderfüsse eine mehr gleichmässige.

Die obige Schilderung bezieht sich auf Apus cancriformis. Die Entwicklung von Apus productus, welche uns durch Brauer (No. 18) bekannt geworden ist, verläuft übrigens in ganz übereinstimmender Weise. Nur ist das Ei hier beträchtlich grösser und die Entwicklung eine mehr abgekürzte. Die Zahl der Häutungen und der einzelnen Entwicklungsstadien ist eine geringere. Schon im vierten Stadium hört die zweite Antenne auf, als Ruderantenne zu wirken, im sechsten Stadium ist sie schon sehr stark rückgebildet. Der aus dem Ei kommende Metanauplius weist nicht nur eine grössere Zahl von Segmenten, sondern auch schon die Anlagen der paarigen Augen auf.

Die Metanauplien von Branchipus zeigen eine etwas gestrecktere Körperform und eine schärfere Trennung des thoracoabdominalen Ab-

schnittes vom cephalischen Körperabschnitt. Man kann bereits die Maxillarsegmente und die zwei ersten Thoracalsegmente mit den entsprechenden thoracalen Beinanlagen, sowie den Beginn der metameren Gliederung des nachfolgenden Körperabschnittes erkennen (Claus No. 20). Die allmähliche Entwicklung der Larven verläuft hier, ebenso wie bei Artemia, in ganz ähnlicher Weise wie bei Apus, wenn wir die aus dem Mangel eines Rückenschildes und der demzufolge eng verpackte Lagerung der Schalendrüse, deren Ausmündung von Claus (No. 21) am zweiten Maxillenpaare erkannt wurde, sich ergebenden Unterschiede in Rücksicht ziehen. Besonders klar lassen sich hier die Verhältnisse der Entwicklung des zusammengesetzten Auges verfolgen, welches sammt dem ihm zugehörigen optischen Ganglion aus einer Wucherung der Hypodermis zu den Seiten des Kopfabschnittes seinen Ursprung nimmt (vgl. oben pag. 367). Während in dieser Hypodermiswucherung eine Trennung der inneren zum Ganglion sich umbildenden Schicht von der oberflächlichen, das eigentliche zusammengesetzte Auge liefernden Lage sich geltend macht, erfolgt durch ein seitliches Anwachsen der betreffenden Kopfparthie die

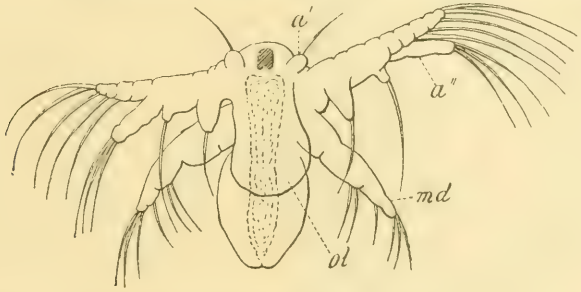


Fig. 271. Sogenanntes Naupliusstadium von Estheria ticinenis (nach G. Ficker).

a' erste, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *ol* Oberlippe.

Entwicklung des Augenstieles, welcher sich später als beweglicher Theil von dem Kopfe abgliedert (Claus). Die Entwicklungsweise des gestielten Auges dieser Form liefert die gewichtigsten Einwände gegen die Auffassung desselben als einer den Extremitäten homologen Bildung (vgl. oben pag. 364). Bis zu jenen Larvenstadien, in denen die volle Zahl der Segment- und Gliedmaassenanlagen erreicht ist (erste Entwicklungsperiode) bewahren die Antennen und Mandibeltaster den von dem Metanaupliusstadium an sich erhaltenden larvalen Charakter. Erst in der darauffolgenden Periode der sexuellen Differenzirung, in welcher die Genitalsegmente in der für beide Geschlechter charakteristischen Weise zur Ausbildung kommen, werden die Muskeln der Schwimmfussantennen und Mandibeltaster rückgebildet. Letztere gehen vollständig verloren, während die Schwimmfussantennen nach der Stirnfläche sich verschieben und zu den sog. Kopfhörnern in der für die einzelnen Arten charakteristischen Weise umgestalten. Gleichzeitig kommt ein mit dem paarigen Frontalorgan nicht zu verwechselndes, zwischen Gehirn und Stirnauge gelegenes Sinnesorgan (Organ der gehäuften Kolbenzellen Claus No. 21) zur Ausbildung. Dies Organ besteht aus einer Anhäufung kolbenförmiger Nervenendzellen, welche in ihrem Inneren eigenthümliche, dreizinkige, stark lichtbrechende Einlagerungen enthalten. Es entspricht

dasselbe der von Leydig für Cladoceren als Nackenorgan beschriebenen Bildung.

Auch die Entwicklung der Estheridae weicht in keinem wesentlichen Punkte von der für Apus und Branchipus geschilderten ab. Das sog. Naupliusstadium (Fig. 271) entbehrt noch der dorsalen (bei Estheria zweiklappigen) Schalenduplicatur vollständig. Es unterscheidet sich von dem gleichaltrigen Stadium von Branchipus nur durch die auffallend grosse Oberlippe (*ol*) und die rudimentäre Beschaffenheit der ersten Antenne (*a'*), welche eine mit

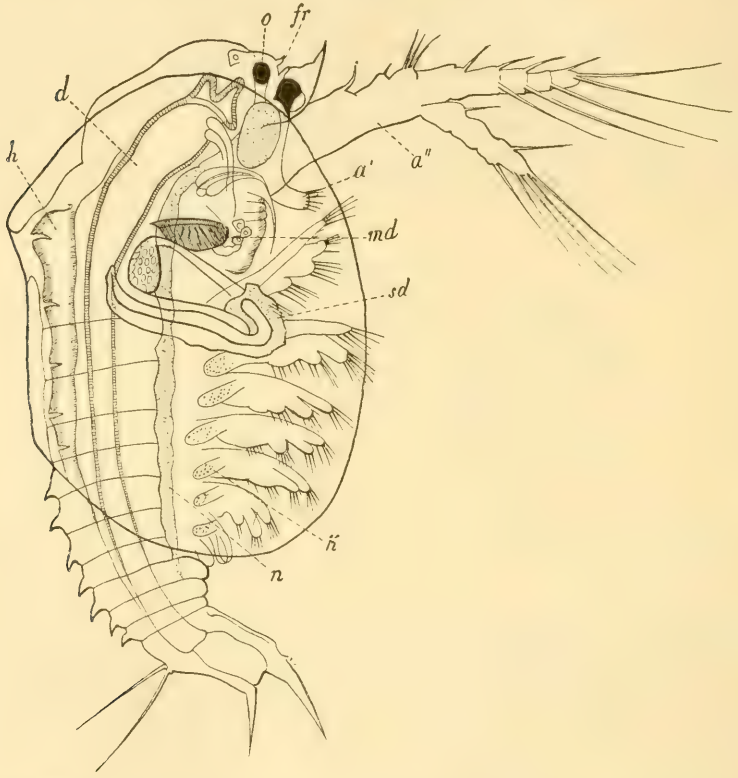


Fig. 272. Aelteres (cladocerenähnliches) Larvenstadium von Estheria (nach Claus). *a'* erste, *a''* zweite Antenne, *d* Darm, *fr* frontales Sinnesorgan, *h* Herz, *k* Kiemen, *md* Mandibel, *n* Nervensystem, *o* Naupliusauge, *sd* Schalendrüse.

einer langen Borste besetzte halbkugelige Anschwellung darstellt (Ficker No. 22). Ein späteres Stadium lässt die beiden Maxillarsegmente und sechs deutlich gesonderte Fusssegmente, jedoch noch ohne entsprechende Extremitätenanlagen, erkennen. Am hinteren Leibesende sind die Furcalfortsätze bereits zur Entwicklung gekommen. Die Anlage des paarigen Auges und des zugehörigen Ganglions ist zu erkennen. Erst in diesem Stadium tritt die Schalenanlage in Form einer paarigen Ausstülpung des dorsalen Integuments der Maxillarregion auf (vgl. Fig. 273, *s*). Im Inneren dieser Anlage ist bereits die noch wenig entwickelte Schalendrüse zu erkennen. Die späteren Stadien sind hauptsächlich durch das Anwachsen der Schale, durch die Vermehrung der

Segmente und Extremitäten, durch die Umbildung der Naupliusgliedmaassen und die allmähliche Verkleinerung der Oberlippe charakterisirt. Solche Stadien (Fig. 272) zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit der ausgebildeten Form der Cladoceren. Der Kopf, welcher noch nicht von den Schalenklappen bedeckt ist, zeigt ein Paar kleiner mit Riechfäden besetzter Antennulae (a') und grosse in ihrem Bau auffallend an die gleichen Extremitäten der Daphniden erinnernde Ruderantennen (a''). An der Mandibel (md) ist der Tasterantheil stark zurückgebildet. Die Gestaltung der Schalendrüse (sd), die Form des hintersten Körperabschnittes (Postabdomen) mit seinen Furcalhaken und zwei grossen Tastborsten erinnern so auffallend an die Cladoceren, dass wir nicht zweifeln dürfen, dass letztere Gruppe unter einer allmählichen Reduction (Verringerung der Segmentzahl und Extremitätenzahl, Rückbildung des Herzens zu einer kurzen Sackform) aus der Gruppe der Estheriden hervorgegangen ist (Claus No. 8).

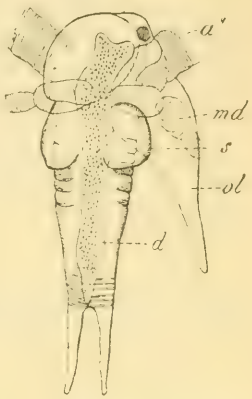


Fig. 273. Dorsalansicht der Larve von Limnadia (nach Lereboullet).

a'' Basis der zweiten Antennen, d Darm, md Mandibel, ol Oberlippe, s Anlage der Schalenklappen.

Limnadia scheint hinsichtlich ihrer Larvenentwicklung vollständig mit Estheria übereinzustimmen (Lereboullet No. 26). Auch hier entwickeln sich die beiden Schalenklappen als ursprünglich getrennte Ausstülpungen des Rückeninteguments der Maxillarregion (Fig. 273 s), welche erst später in der Medianlinie mit einander verschmelzen. Wenngleich hier, sowie bei den Cladoceren (Grobben) die beiden Schalenhälften anfangs gesondert sich entwickeln, so werden wir sie doch auf einen ursprünglich einheitlichen Rückenschild, wie er sich z. B. bei Apus findet, zurückzuführen haben.

Sehr merkwürdig gestaltet sind die jüngsten von Grube (No. 23) bei Limnetis beobachteten Larvenstadien (Fig. 274), welche nach der Zahl und dem Bau der Extremitäten mit den sog. Nauplien der übrigen Branchipoden übereinstimmen, aber durch den Besitz eines flachen kreisrunden etwas querverbreiterten Rückenschildes ausgezeichnet sind. Diesem entspricht an der Ventralseite eine ebenso querverbreiterte grosse Oberlippe. An der vorderen Kopfparthie findet sich ein unpaarer und zwei seitliche paarige zapfenförmige Vorsprünge. Erst in ziemlich späten Stadien wird der flache Rückenschild durch eine zweiklappige Schale ersetzt.

In der manichfaltigen Gruppe der Branchiopoden haben sich vielfach sehr ursprüngliche Gestaltungsverhältnisse des Körpers erhalten. Wir werden das Vorhandensein zahlreicher Leibessegmente, die verhältnissmässig homomorphe Ausbildung der Extremitäten, den Ursprung des Antennennervs von einem in der Schlundcommissur gelegenen Ganglienpaar, das Vorhandensein gesonderter Ganglien in jedem Kiefersegmente, die strickleiterförmige Ausbildung der Bauchganglienkette, das Vorhandensein eines langen, gekammerten Rückengefässes und vielleicht auch die lamellöse Ausbildung der Beinpaare als solche ursprüngliche Verhältnisse in Anspruch nehmen dürfen. Der Umstand, dass viele der übrigen Crustaceengruppen mittelst ihrer ursprünglichsten Mitglieder den Anschluss an die Branchiopoden gewinnen (Nebalia), wird uns noch mehr geneigt machen, in dieser Gruppe die jetzt lebenden Repräsentanten einer Formen-

reihe zu erblicken, welche sich von den hypothetischen Krebsahnen am wenigsten weit entfernt hat (Dohrn No. 9). Andererseits dürfen wir nicht vergessen, dass die jetzt lebenden Branchiopoden (Phyllopoden) in Bezug auf manche Verhältnisse unzweifelhaft stark secundär verändert erscheinen. In erster Linie muss hier an die reducirte Form der Mundgliedmassen (Mandibeln und Maxillen) erinnert werden. In dieser Hinsicht werden wir uns an die Copepoden und an die Malacostrakenlarven zu wenden haben, um das Bild der hypothetischen Stammform in richtigerer Weise zu ergänzen. Immerhin werden wir bei Beurtheilung der phylogenetischen Verhältnisse der Crustaceen vielfach auf die Phyllopoden als einer sehr ursprünglichen Gruppe zu recurriren haben.

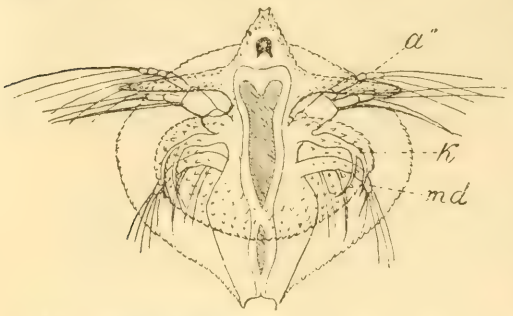


Fig. 274. Naupliusstadium von Limnetis brachyura (nach Grube).
a'' zweite Antenne, *k* Kaufortsatz derselben, *md* Mandibel.

B. Cladoceren.

Während die Branchiopoden eine durch zahlreiche Häutungen vermittelte Metamorphose durchzumachen haben, kommt eine solche bei den nahe verwandten Cladoceren vollständig in Ausfall, da bei ihnen die Jungen in einer der ausgewachsenen Form völlig gleichenden Körpergestaltung dem Ei entschlüpfen. Die gesammte Ausgestaltung des Körpers ist hier in die Embryonalstadien verlegt, unter denen wir ein deutlich erkennbares Naupliusstadium antreffen, welches in manchen Fällen sogar durch eine Häutung (Entwicklung der Nauplius-cuticula) markirt ist (Dohrn). (Vgl. oben pag. 347, Fig. 249.)

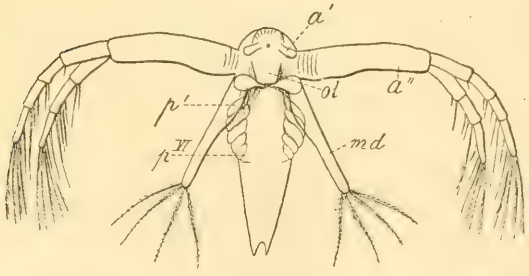


Fig. 275. Aus dem Winterei entwickeltes Metanaupliusstadium von Leptodora hyalina (nach G. O. Sars).
a' erste, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, p^{I}-p^{VI} Anlage des ersten bis sechsten Thoraxbeinpaares, *ol* Oberlippe.

Besondere Verhältnisse treffen wir jedoch hinsichtlich der Gestalt der aus dem Ei kommenden Jungen in der merkwürdigen Gattung Leptodora an. Während die dem Sommerei entstammenden Jungen in der Gestalt dem ausgebildeten Thiere gleichen (P. E. Müller), schlüpfen die aus dem Winterei kommenden Larven in der Form eines vorgerückten Metanaupliusstadiums (Fig. 275) aus und haben demnach noch eine Metamorphose zu durchlaufen (G. O. Sars No. 29). Der Körper dieser Metanauplien ist langgestreckt, ohne äusserlich erkennbare Segmentirung und

läuft nach hinten in die beiden Furcalfortsätze aus. Die ersten Antennen (a') sind kurz, keulenförmig, die zweiten Antennen (a'') lange, zweiästige Schwimmfüsse, welche jedoch des den Branchiopodennauplien eigenen Kieferhakens entbehren. Die Mandibeln (md) bestehen aus dem basalen Ladentheil und einem langen, ungegliederten, ruderförmigen Tasterantheil. Die Mundöffnung wird von einer umfangreichen Oberlippe (ol) überwölbt. Im thoracalen Abschnitt des Körpers sind die Anlagen von sechs Extremitätenpaaren ($p^{I}-p^{VI}$) in der Form querer Wülste zu erkennen. Im Kopfabschnitt erkennt man nur das Naupliusauge, während das zusammengesetzte Auge erst später zur Entwicklung kommt. Die weitere Metamorphose vollzieht sich unter Ausbildung der Beinpaare und der Körpersegmentirung, Entwicklung des Rückenschildes, Verkleinerung der Oberlippe, Rückbildung des Mandibulartasters und Ausbildung der charakteristischen Körperknickung. Das Naupliusauge persistirt jedoch bei der aus dem Wintere kommenden Generation, während es den aus Sommereiern entwickelten Individuen fehlt.

Die Gattung Leptodora hat demnach in Hinsicht auf die Metamorphose des Wintereies und auf das den Branchiopodien ähnliche Metanaupliusstadium — wie in mancher anderen Hinsicht — unter den Cladoceren ursprüngliche Verhältnisse bewahrt.

So wie hier die Sommereier und Wintereier rücksichtlich der Entwicklung der Embryonen differiren, so weisen sie auch in anderen Punkten Unterschiede auf. Wir haben oben (pag. 318) darauf hingewiesen, dass bei Bythotrephes und Leptodora das Sommerei sich nach einem anderen Furchungstypus furcht, als das Winterei. Sars (No. 30) macht darauf aufmerksam, dass die im Winterei (in Ephippien) sich entwickelnden Embryonen während der ganzen Dauer der Entwicklung von der Eihülle („Chorion") umhüllt bleiben, während die Sommereier die sehr dünne Dotterhaut vor Erreichung der letzten Entwicklungsstufe abwerfen.

Die Anzahl von sechs Thoraxbeinpaaren, welche wir oben bei der Anlage dieser Extremitäten an dem Metanauplius auftreten sahen, müssen wir als die ursprüngliche der Cladoceren betrachten. Diese Zahl ist auch bei den Sididen erhalten. Im Embryo von Lynceus werden sechs Paare angelegt, von denen das letzte später rückgebildet wird (Claus No. 8).

4. Ostracoden.

Die mit einer zweiklappigen, häufig mit Kalksalzen infiltrirten Schale versehenen Ostracoden, welche unter Reduction der Segmentzahl und Verminderung der Beweglichkeit von ähnlich gestalteten Phyllopodenahnen durch eine Art Rückbildungsprocess (einseitige Entwicklung nach bestimmter Richtung) abgeleitet werden müssen, durchlaufen eine mehr oder weniger ausgeprägte Metamorphose. Letztere erscheint bei den Cypridinen, Cytheriden und Halocypriden, deren Entwicklung uns nur unvollkommen bekannt ist, in einigermassen abgekürzter Form, indem die Larven in einer dem ausgebildeten Thiere nahestehenden Gestalt geboren werden; dagegen durchlaufen die Cypriden eine durch zahlreiche aufeinanderfolgende Häutungen vermittelte, von dem Naupliusstadium bis zur ausgebildeten Form reichende Metamorphose, welche uns durch die Untersuchungen von Claus (No. 32, 34) für Cypris fasciata, sowie für Cypria ovum und vidua bekannt geworden ist. Nach der Zahl

der aufeinanderfolgenden Häutungen lassen sich hier neun, zum Theil allerdings wenig von einander verschiedene Stadien unterscheiden.

Der Nauplius (Fig. 276 *A*) ist durch die Verwendung der drei Gliedmaassenpaare als Locomotionsorgane, sowie durch den Besitz einer umfangreichen, helmförmigen Oberlippe (*OL*) dem gleichwerthigen Entwicklungsstadium der Phyllopoden ähnlich, weist jedoch in dem Vorhandensein einer hohen, zweiklappigen, durch einen Schliessmuskel (*SM*) verschliessbaren Schale bereits ein typisches Ostracodenmerkmal auf, dessen Entwicklung offenbar secundär in dies frühe Stadium verlegt ist. Die weitere Metamorphose vollzieht sich wie bei den Phyllopoden unter dem allmählichen, der Reihenfolge nach sich vollziehenden Hervorsprossen der hinteren Extremitätenpaare, dem Auswachsen des hinteren Leibesabschnittes und der demselben entsprechenden inneren Organe. Demgemäss vollzieht sich auch eine schon von Zenker (No. 35) beobachtete Aenderung in der Form der Schale. Im Nauplius ist die vordere Schalenhälfte bedeutend entwickelt. Die grösste Ausdehnung nach der Höhendimension,

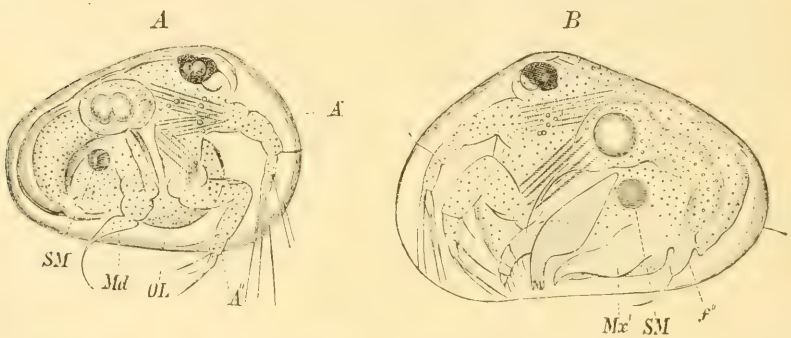


Fig. 276. Zwei Larvenstadien von Cypris (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).

A Naupliusstadium, *B* zweites Larvenstadium, *A'*, erste, *A''* zweite Antenne, *f''* erster Fuss, *Md* Mandibel, *OL* Oberlippe, *Mx'* erste Maxille, *SM* Schliessmuskel.

sowie die nach der Breite fällt vor die Körpermitte. Der hintere Abschnitt der Schale erscheint stark abschüssig, das hintere Schalenende mehr spitz zulaufend. Mit der Ausbildung der hinteren Körperparthien gewinnen auch die hinteren Schalenhälften allmählich an Umfang (vgl. Fig. 276 bis 278). Von dem Gesetz des regelmässigen Auftretens der Extremitäten in der Reihenfolge von vorne nach hinten machen die zweiten Maxillen insofern eine Ausnahme, als sie erst nach Entwicklung des dahinter gelegenen Beinpaares, also etwas verspätet auftreten. Es wiederholen sich hier Verhältnisse, welche wir ähnlich bei den Phyllopoden und einigen Copepoden (Cyclopiden, Harpactiden) wiederfinden.

Das Naupliusstadium (erstes freies Larvenstadium Fig. 276 *A*) ist, wie erwähnt, durch das Vorhandensein einer zweiklappigen, mit einem Schalenschliessmuskel (*SM*) versehenen Schale ausgezeichnet. Entsprechend dem höchsten Punkte derselben findet sich das hier sehr grosse, mit paarigen Linsen versehene Naupliusauge. Der Darmcanal, aus Oesophagus, Mitteldarm und Enddarm bestehend, entbehrt noch der Leberanhänge. Die Mundöffnung ist von einer mächtigen Oberlippe (*OL*) überwölbt. Die drei Gliedmaassenpaare weichen in ihrer Gestalt von denen des Phyllopoden-

nauplius einigermassen ab. Sie sind hier als einästige Kriechbeine entwickelt. Die beiden ersten Paare nähern sich in ihrer Gestalt schon der definitiven Form. Die erste Antenne (A') erscheint eingekrümmt und besteht aus vier Gliedern, von denen die drei kürzeren Endglieder an der oberen Seite mit Ruderborsten besetzt sind. Die zweite Antenne (A'') weist bereits die charakteristische knieförmige Einbiegung auf. Die Mandibel (*Md*) ist hier noch vollständig als dreigliedriger Kriechfuss entwickelt, dessen Spitze mit einer ansehnlichen Hakenborste endet. Die spätere Kaulade ist in diesem Stadium nur als ein kleiner gekerbter Fortsatz des Basalgliedes entwickelt.

Im darauffolgenden zweiten Larvenstadium (Fig. 276 *B*) verliert die Mandibel den eben gekennzeichneten ursprünglichen Charakter. Ueberdies sind hinter derselben die Anlagen zweier weiterer Beinpaare, und zwar

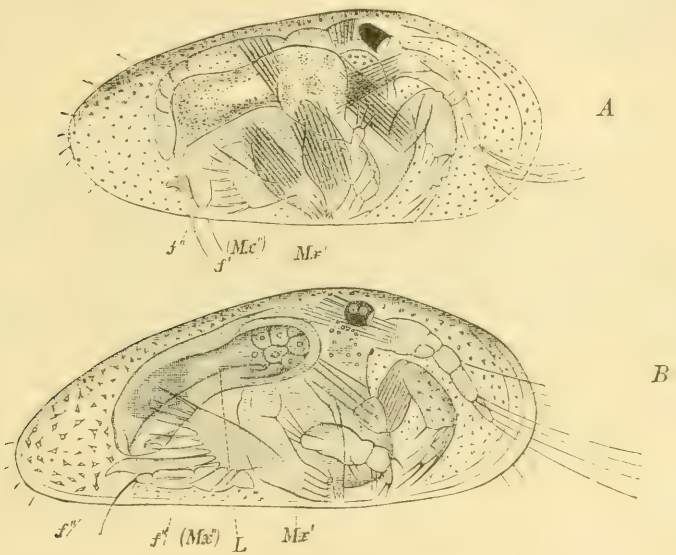


Fig. 277. Zwei weitere Entwicklungsstadien von Cypris (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).

A viertes Stadium, *B* fünftes Stadium.

Mx' erste Maxille, *Mx''* und *f'* zweite Maxille, *f''* erstes Fusspaar, *L* Leber.

der ersten Maxille (*Mx*) und des ersten Fusspaares (f'') aufgetreten. Der Körper hat sich dementsprechend gestreckt. Das Basalglied des dritten Gliedmaassenpaares ist jetzt zu einer umfangreichen triangulären, an der Innenseite mit Zähnchen besetzten Kauplatte (Mandibel) umgestaltet, während der Rest dieser Extremität als viergliedriger Mandibulartaster persistirt. An dem Basalglied des letzteren ist die erste Anlage des handförmigen, mit Borsten besetzten Anhangs (Exopodit) zu erkennen. Von den nach hinten folgenden Extremitätenanlagen zeigt die folgende (erste Maxille) die Gestalt einer blattförmigen, gebogenen Platte (*Mx'*), während das erste Fusspaar (f'') als ungegliedertes, mit einem Endhaken versehenes Klammerorgan angelegt erscheint.

Im dritten Stadium nähert sich die Maxille der definitiven Gliederung, indem zwei stärkere, bezahnte Kieferfortsätze und die Anlage eines dritten zu erkennen sind. Auch die Anlage der mit Haaren besetzten, schwingenden Fächerplatte (Exopodit) ist bereits zu erkennen. Das darauf-

folgende vierte Larvenstadium (Fig. 277 *A*) zeigt an den Antennen und dem Mandibulartaster mit Ausnahme des reichlicheren Borstenbesatzes keine wesentliche Aenderung; dagegen sind an den ersten Maxillen (*Mx'*) sämmtliche vier Kieferfortsätze entwickelt, deren oberer (Endopodit) bereits die Abschnürung eines Endgliedes erkennen lässt. Hinter dieser Gliedmaasse ist in dem vorliegenden Stadium eine neuaufgetretene, den Raum zwischen erster Maxille und erstem Fusspaar einnehmende Gliedmaassenanlage (*Mx''*) zu erkennen: die als trianguläre Platte auftretende Anlage der zweiten Maxille, welche somit erst nach der Anlage des ersten Fusspaares zur Entwicklung kommt. Das zweite Fusspaar fehlt noch; dagegen ist das hinterste Körperende durch die Entwicklung zweier Furcalborsten gekennzeichnet.

Das fünfte Larvenstadium (Fig. 277 *B*) zeichnet sich durch die Weiterbildung der zweiten Maxille (*Mx''*) aus, welche jetzt als viergliedriger, nach hinten gerichteter Fuss erscheint, dessen Basalglied einen vorspringenden Kieferfortsatz trägt. Es ist von Interesse, dass diese Extremität in den Ent-

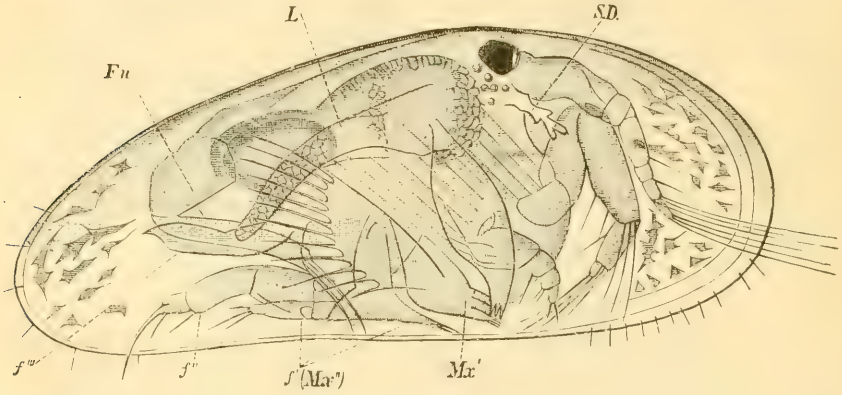


Fig. 278. Sechstes Larvenstadium von Cypris (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).

Mx' erste Maxille, *Mx''* und *f'* zweite Maxille, *f''*, *f'''* erstes, zweites Fusspaar, *Fu* Schwanzgabel, *L* Leber, *SD* Schalendrüse.

wicklungsstadien von Cypris sich der Beinform nähert, eine Ausbildungsart, welche dieselbe in der Familie der Cytheriden zeitlebens beibehält. Jetzt werden auch die beiden Furcalglieder am hinteren Körperende deutlicher ausgeprägt. Von inneren Organen ist die Entwicklung der in die Schalenklappen eintretenden Leberschläuche (*L*) zu erwähnen, sowie das erste Auftreten eines von Claus als die Anlage der Schalendrüse (?) gedeuteten, unter dem Auge gelegenen verästelten Gebildes (Fig. 278 *SD*).

Das sechste Entwicklungsstadium (Fig. 278) ist durch das Auftreten des letzten (zweiten) Beinpaares (*f''*) charakterisirt. Das zweite Maxillenpaar hat durch Vergrösserung des Kaufortsatzes und Verkleinerung des beinähnlichen Endabschnittes eine Umgestaltung erlitten. Das vordere Fusspaar, welches bisher ziemlich unentwickelt geblieben war, hat sich nun in mehrere Abschnitte gegliedert. Das hintere (letzte) Beinpaar zeigt im Wesentlichen die gleiche Form wie die Anlagen der vorhergehenden Extremitäten in den früheren Stadien. Die Furca nähert sich bereits der bleibenden Gestaltung und endet mit zwei starken Hakenborsten.

Im siebenten Stadium, welches im Bau seiner Gliedmaassen die definitiven Verhältnisse aufweist, werden die Anlagen des Geschlechtsapparates

erkennbar. Von den Aenderungen, welchen die Gliedmaassenanlagen unterliegen, ist besonders die Entwicklung eines kleinen blattförmigen Anhangs (Exopodit) am Basalglied der zweiten Maxille, sowie die auftretende Gliederung des letzten Beinpaares zu erwähnen.

Während im achten Stadium bei fortschreitender Entwicklung der Geschlechtsanlagen auch die Ausbildung der sexuellen Differenzen angebahnt wird, erscheint das neunte und letzte Stadium als die Entwicklungsstufe der Geschlechtsreife.

Die Cytheriden schlüpfen nach Zenker in einem Entwicklungsstadium aus dem Ei, welches ungefähr dem vierten Stadium der Cypriden zu vergleichen ist. Es sind ausser den beiden Antennenpaaren die Mandibeln und ersten Maxillen angelegt und in ihrer Form bereits ziemlich ausgebildet. Dahinter scheinen zwei Beinpaare in der ersten Anlage vorhanden zu sein. Der Mandibulartaster fungirt noch als Locomotionsorgan.

Die Cypridinen, deren Eier — wie die der Cytheriden — zwischen den Schalenklappen der Mutter ihre embryonale Entwicklung durchlaufen, zeigen hinsichtlich der Gestaltungsverhältnisse der Schale dieselben Unterschiede, welche wir für die Jugendformen von Cypris gegenüber der ausgebildeten Form hervorgehoben haben. Das zusammengesetzte paarige Auge wird frühzeitig angelegt. Dem Ausschlüpfen nahe stehende Embryonen zeigten bereits die Furcalanhänge, entbehrten aber noch der drei hintersten Extremitätenpaare (Fuss, Putzfuss und Genitalhöcker). Es ist wahrscheinlich, dass die Larven in einer der ausgebildeten Form sehr ähnlichen Gestalt aus dem Ei schlüpfen (Claus No. 33).

Auch bei den Halocypriden ist die Metamorphose fast völlig in Wegfall gekommen, insofern die ausschlüpfenden Jungen bereits sämmtliche Gliedmaassen zu besitzen scheinen und sich nur durch die mangelnde Reife der Geschlechtsorgane, die geringere Zahl der Furcalhaken und die mangelhafte Entwicklung der Sexualcharaktere von der ausgebildeten Form unterscheiden (Claus).

5. Cirripedien.

Die durch die Anpassung an die festsitzende Lebensweise in merkwürdiger Art umgestaltete Gruppe der Cirripedien wird vielfach im Anschlusse an die Anschauungen von Claus (No. 8) in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Copepoden gebracht. Doch dürften wir wohl mit Rücksicht auf das in ihrer Metamorphose sich findende, mit zwei Schalenklappen versehene sog. Cyprisstadium, welches den Uebergang von der freien zur festsitzenden Lebensweise vermittelt, eine ähnlich gestaltete Ahnenform, welche wir dann unter den Phyllopoden zu suchen hätten, supponiren. Da sich die Uebereinstimmungen im Bau und in der Entwicklung der Cirripedien mit den Copepoden auch als Wirkungen einer gleichgerichteten Anpassung (Convergenz) erklären lassen, dagegen unter den Copepoden die Schale durchgängig eine Rückbildung erfahren hat, so werden uns diese beiden Ordnungen der Crustaceen als selbstständige Ausläufer des ursprünglichen Phyllopodenstammes erscheinen (vgl. unten pag. 500).

Die Metamorphose der Cirripedien beginnt mit einem echten Naupliusstadium, welches durch den Besitz der sog. Stirnhörner[1]) und eines meist dreieckigen Rückenschildes charakterisirt ist. Die Reihe der durch mehrfache Häutungen aus einander hervorgehenden Naupliusstadien schliesst mit einem Metanauplius, welcher die Anlagen des paarigen Auges, eines vierten Extremitätenpaares und der dahinter folgenden sechs Thoraxbeinpaare erkennen lässt. Durch eine nochmalige Häutung geht die Larve in das freischwimmende Cyprisstadium über, welches nach erfolgter Festsetzung den Uebergang in die definitive Körperform vorbereitet, die durch eine weitere Häutung aus dem festsitzenden Cyprisstadium (Puppe) hervorgeht.

A. Thoracica.

Die der Reihe der Naupliusformen angehörigen Stadien der Balaniden (Fig. 279 *A*) sind im Allgemeinen einfacher gestaltet, als die bedeutend grösseren, bedornten Lepadennauplien, so dass wir bei unserer Schilderung von den ersteren ausgehen können. Der Körper zeigt keine Anzeichen einer äusseren Segmentirung und ist an der dorsalen Seite von einer flachen, dreieckigen oder mehr ovalen Schale bedeckt, welche an den lateralen Enden ihres Stirnrandes zur Bildung der „Stirnhörner" (*h*) ausgezogen erscheint. Das hintere Ende dieser Rückenschale scheint anfangs abgerundet zu sein, kann jedoch auch in späteren Stadien mit einem Paar nach hinten und aufwärts gerichteter Stacheln besetzt sein. Die Stirnhörner bergen in ihrem Inneren einen stiletartigen Fortsatz (Claus No. 8), während in die denselben aufnehmende Scheide die Ausführungsgänge zweier grosser und mehrerer kleiner einzelliger Drüsen (Fig. 279 *B*, *dr*) ausmünden (Claus No. 8, Willemoes-Suhm No. 62). Wir haben es demnach hier wahrscheinlich mit einem Vertheidigungsapparat, und nicht mit einem Sinnesorgan zu thun. Das hintere Körperende (Thoracoabdominalabschnitt Fig. 279 *A*, *t*) ragt über den Rückenschild nach hinten frei vor und läuft in eine Schwanzgabel aus. Die Afteröffnung (*af*) liegt ziemlich weit vorne an der Dorsalseite dieses Abschnittes. Zwischen derselben und dem hinteren Rande des Rückenschildes entspringt von der Dorsalseite des Thoracoabdominalabschnittes ein mächtiger, nach hinten sich erstreckender, spitz endigender Stachel, der sog. Schwanzstachel (*ds*).

In späteren Stadien findet sich an der Ventralseite des Thoracoabdominalabschnittes vor der Schwanzgabel ein Paar die Configuration der Schwanzgabel wiederholender Dornen und vor diesem noch ein kleines Paar. Durch das Auftreten dieser bei einigen Formen noch etwas stärker ausgebildeten Bedornung kann der Anschein einer Segmentirung des Thoracoabdominalabschnittes erzeugt werden. Doch sind diese Verhältnisse nicht auf eine wirkliche Segmentirung des betreffenden Abschnittes zu beziehen.

Im vorderen Abschnitt des Körpers ist stets das dem Gehirn anliegende, unpaare Naupliusauge deutlich zu erkennen. Die Mundöffnung

[1]) Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass der Besitz von Stirnhörnern kein dem Cirripediennauplius ganz allgemein zukommendes Merkmal ist. Dieselben fehlen beispielsweise bei dem Nauplius der Laura Gerardiae (vgl. unten pag. 419) und bei einem von Sluiter gefundenen in Ascidien schmarotzenden Wurzelkrebse, Sphaerothylacus polycarpae. Ebenso fehlen sie bei jener merkwürdigen, ihrer Stellung nach allerdings noch zweifelhaften Larve, welche bei Mindanao pelagisch gefischt und von Willemoes-Suhm anfangs für die Larve von Limulus gehalten, später jedoch den Cirripedienlarven zugerechnet wurde (No. 63).

ist von einer grossen, helmförmigen Oberlippe (*ol*) überwölbt, welche ihrer Gestalt nach an die Oberlippe derPhyllopodenlarven erinnert. Die Extremitätenpaare zeigen den für das Naupliusstadium typischen Bau und erscheinen in den ersten Stadien oft nur undeutlich gegliedert, während die späteren Stadien eine deutlichere und reichere Gliederung der Extremitäten aufweisen. Die vorderste Extremität (*a'*, erste Antenne) besteht stets aus einer einzigen Reihe von Gliedern, welche in ihrem distalen Theil mit langen Ruderborsten besetzt sind. Das zweite und dritte (*a''*, *md*) Extremitätenpaar ist zweiästig. Der längere Exopodit besteht aus einer grösseren Anzahl dicht gedrängter, mit Ruderborsten besetzter Glieder; der kürzere Endopodit weist eine geringere Zahl von Gliedern auf. An dem Protopodit beider Extremitätenpaare finden sich mehrere nach innen gegen die Mundöffnung gerichtete Kieferhaken.

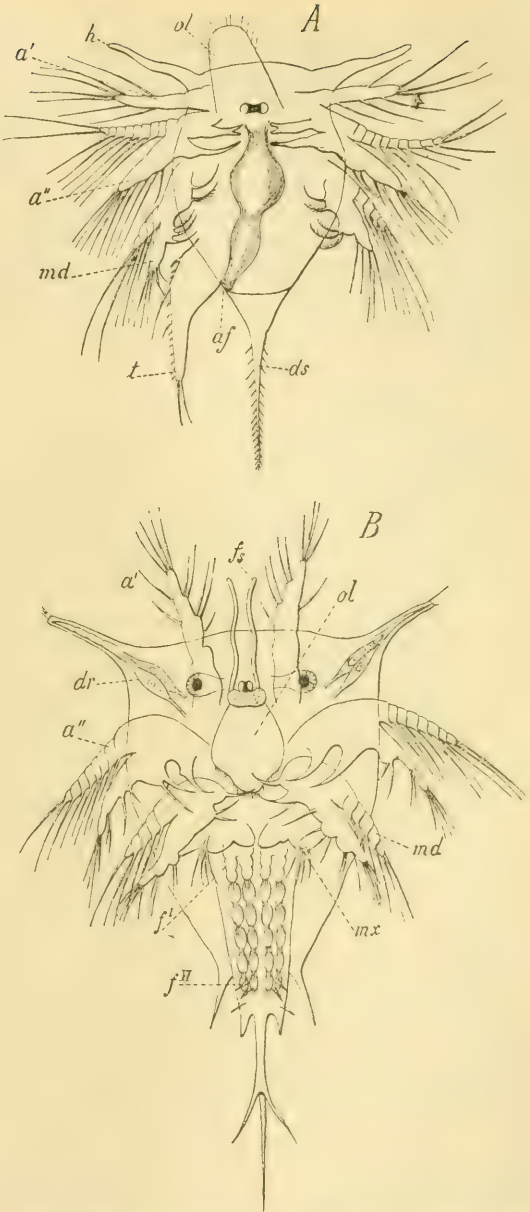


Fig. 279. Larvenstadien von Balanus (nach Claus). *A* älteres Naupliusstadium, *B* Metanauplius.
a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *af* After, *dr* Drüsenzellen der Stirnhörner, *ds* dorsaler Schwanzstachel, f^{I}-f^{VI} erstes und sechstes Thoraxbeinpaar, *fs* frontales Sinnesorgan, *h* Stirnhörner, *md* Mandibel, *mx* Maxillaranlagen, *ol* Oberlippe, *t* Thoracoabdominalanhang.

Die späteren Stadien sind durch die allmähliche Grössenzunahme des Körpers, durch das Auftreten der oben erwähnten Stachelfortsätze am Rückenschilde und am Thoracoabdominalabschnitt, vor Allem aber durch das Vorhandensein des paarigen frontalen Sinnesorganes (*fs*)

charakterisirt, welches hier in der Form zweier neben dem Naupliusauge sich inserirender, fadenförmiger Fortsätze zur Entwicklung kommt. Von inneren Organen sind ausser den bisher erwähnten (Auge, Gehirn, Drüsenschläuche der Stirnhörner) noch die zur Bewegung der Extremitäten und des Thoracoabdominalanhangs dienenden Muskelgruppen, sowie der Verdauungstract zu erwähnen. Letzterer gliedert sich in einen kurzen Oesophagus, einen weiteren Mitteldarm und in den mit der dorsal gelegenen Afteröffnung ausmündenden Enddarm. Ueber das Vorhandensein der sonst bei den Nauplien der Entomostraken vorkommenden Antennendrüse (im Basalglied des II. Extremitätenpaares) ist bisher für die Cirripediennauplien Nichts bekannt geworden.

Die Nauplien der Lepaden erscheinen, wenn sie aus dem Ei schlüpfen, in der Gestalt denen der Balaniden ziemlich ähnlich, mit dem einzigen Unterschiede, dass die lang ausgezogenen Stirnhörner nach hinten zurückgebogen erscheinen. Sie erleiden bald nach dem Ausschlüpfen eine erste Häutung, nach welcher der stachelförmige Thoracoabdominalanhang und der dorsale Schwanzstachel erst in ihrer vollen Länge hervortreten. Während der späteren Häutungen wächst der Lepadennauplius zu einer ganz ungeheueren Grösse (12 mm Länge) an und zeichnet sich dann durch zahlreiche Fortsatzbildungen des Körpers aus. Bei Lepas fascicularis werden bis zur Erreichung des Metanaupliusstadiums sieben Häutungen durchlaufen. Solche spätere Stadien (Fig. 280) zeigen den Thoracoabdominalanhang (*t*) und den dorsalen Schwanzstachel (*ds*) zu langen, spitz zulaufenden, mit Häkchen besetzten Fortsätzen ausgezogen. Ein ganz ähnlicher Fortsatz (*d*) hat sich im Mittelpunkt der Rückenschale erhoben. Der letztere, schief nach hinten verlaufende Fortsatz wird als Rückenstachel bezeichnet. Auch am Rande des Rückenschildes sind nun ausser den Stirnhörnern acht grössere stachelförmige Fortsätze zu erkennen, von denen das erste Paar vorne zwischen den Stirnhörnern gelegen, die anderen dagegen an den Seiten und hinten vertheilt sind. Ausserdem sind sowohl der Rückenschild als auch die grösseren Fortsätze mit einer Reihe kleinster Stacheln besetzt. Nur die Stirnhörner entbehren dieses Besatzes. Viele dieser kleinsten Stacheln sowohl, als auch die Randfortsätze des Rückenschildes erweisen sich als durchbohrte, mit den Ausführungsgängen von Drüsenzellen (Hautdrüsen) im Zusammenhang stehende Erhebungen. An der Ventralseite des Thoracoabdominalanhangs unterscheiden wir ausser zwei weiter nach hinten gelegenen Paaren unbeweglicher Dornen weiter vorne sechs Paare beweglicher grösserer Stacheln (*x*), welche nicht gleichzeitig, sondern successive angelegt werden, so dass jede neue Häutung ein neues Paar solcher Stacheln zur Entwicklung bringt, bis mit der letzten Häutung die Zahl von sechs Paaren erreicht ist. Uns erscheint es ziemlich plausibel — was Dohrn (No. 42) und Willemoes-Suhm (No. 62) mit Vorsicht muthmassen —, dass diese Stachelpaare den Anlagen der sechs Thoraxbeinpaare der cyprisähnlichen Larve entsprechen. Wir müssten dann dies letzte Stadium bereits als Metanauplius in Anspruch nehmen.

Dohrn (No. 42) hat eine — wahrscheinlich auf Lepas australis zu beziehende — grosse Naupliuslarve unter dem Namen Archizoëa gigas eingehend beschrieben. Neuere Angaben über die Lepadidenlarven verdanken wir vor Allem Willemoes-Suhm (No. 62). Mit der Zoëalarve der Malakostraken haben diese Stadien absolut nichts zu thun. Die Entwicklung langer stachelförmiger Fortsätze ist eine bei den pelagischen Thierformen sehr häufig

vorkommende Schutzeinrichtung (vgl. Radiolariengehäuse und Pluteuslarven mit ihren Stacheln).

Während in der Reihe der Naupliusstadien, wenn wir von der Vergrösserung des Körpers und obenerwähnten Ausbildung von Dornen und stachelförmigen Körperfortsätzen absehen, keine wesentlichen Veränderungen sich bemerkbar machen, weist das letzte, unmittelbar vor dem Uebergang in das Cyprisstadium stehende Endglied dieser Reihe (Metanauplius Fig. 279 *B*) wichtige Neuanlagen von Organen auf. Hinsichtlich der allgemeinen Leibesgestaltung ist hervorzuheben, dass die Seitentheile des Rückenschildes sich nun schon allmählich herabbiegen und, indem sie den Körper lateralwärts bedecken, die Lagenverhältnisse der zweiklappigen Schale des Cyprisstadiums vorbilden. Die drei vorderen Extremitätenpaare weisen im Allgemeinen noch die dem Nauplius zukommende Gestalt auf, doch lässt sich bereits im Inneren des vordersten Paares (erste Antenne) die für das Cyprisstadium wichtige Anlage des Saugnapfes erkennen (Krohn No. 50, Willemoes-Suhm No. 62, Claus No. 8). Es wird hiedurch der Beweis erbracht, dass thatsächlich die Haftantennen der späteren Stadien von dem vordersten Paare der Naupliusextremitäten herzuleiten sind (Krohn No. 50, Fr. Müller). Hinter der Mandibel ist die noch ziemlich rudimentäre Anlage eines vierten Extremitätenpaares zu erkennen, in welcher jedoch wahrscheinlich — wie wir später ausführen werden — die Anlagen zweier aufeinanderfolgender Extremitätenpaare (*mx*) versteckt liegen (Metschnikoff No. 53, Claus No. 8). Eine beträchtliche Vergrösserung hat der Thoracoabdominalabschnitt der Larve erfahren, an welchem, unter der Naupliuscuticula gelegen, die Anlagen der sechs Ruderfusspaare (f^{I} bis f^{VI}) der Larve (Thoraxbeinpaare), sowie die Caudalfortsätze des kurzen Abdomens (Furcalanhänge) zu erkennen sind (Krohn No. 50, Claus No. 8). Von Wichtigkeit ist ferner, dass in diesem Stadium bereits neben dem Naupliusauge die paarigen, zusammengesetzten, durch Muskelfasern beweglichen Augen (Fig. 279 *B*) der cyprisähnlichen Larve angelegt erscheinen. So sind denn in diesem Metanaupliusstadium — wie mit einem Schlage — sämmtliche wichtigere Organ- und Extremitätenanlagen der cyprisähnlichen Larve gebildet worden, welch' letztere durch Abstossung der Nauplius haut aus dem vorliegenden Stadium hervorgeht.

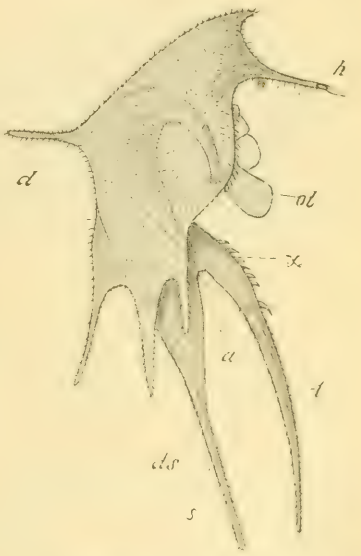


Fig. 280. Larve von Lepas australis (Archizoëa gigas) (nach Dohrn).

a Afteröffnung, *d* Rückenstachel, *ds* dorsaler Schwanzstachel, *h* Stirnhörner, *ol* Oberlippe, *t* Thoracoabdominalanhang, *x* bewegliche Stachelpaare.

Das freischwimmende Cyprisstadium (Fig. 281), welches nur von kurzer Dauer ist, führt seinen Namen von der zweiklappigen, den ganzen Körper umhüllenden Schale. Die eigentliche Körpergliederung und die innere Organisation hat mit den Ostracoden nichts Gemeinsames.

In dieser Hinsicht weist das Cyprisstadium Verhältnisse auf, welche sich bereits stark denen der ausgebildeten Form nähern. Die beiden Schalenklappen welche durch einen Schliessmuskel einander genähert werden können, gehen an der dorsalen Seite direct in einander über. Ihr dorsaler Rand erscheint gewölbt, während der ventrale abgeflacht ist. Vorne sind sie abgerundet, nach hinten jedoch spitz zulaufend. In dem vordersten Antheil der Schalenklappen bemerkt man nahe der Ventralseite einen wenig vorspringenden Höcker, in welchem der letzte Rest der Stirnhörner des Nauplius zu erkennen ist. Die ventralen Schalenränder hängen im mittleren Theile fest zusammen. Nach hinten öffnet sich der Spalt zwischen denselben zum Durchtritt der Ruderfüsse der Larve (*rf*) und ebenso findet sich eine vordere Oeffnung, durch welche die nun als Haftantennen fungirenden I. Antennen (*1*) vorgestreckt werden. Letztere werden im freien Cyprisstadium zur gelegentlichen Festheftung der Larve, welche der definitiven Festsetzung vorhergeht und dieselbe gleichsam vorbereitet, benützt. Sie bestehen in diesem Stadium aus vier Gliedern, von denen das Basalglied dem Körper mit breiter Basis aufsitzt und verschiedene Chitinspangen zum Ansatze von Muskeln trägt.

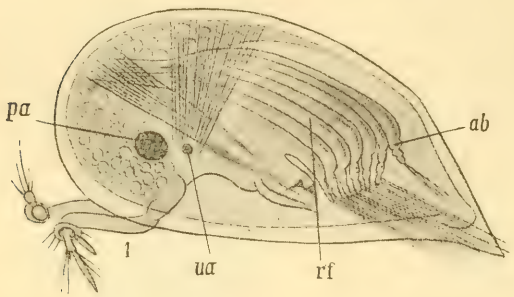


Fig. 281. Cyprisstadium von Lepas fasciculata (nach Claus, aus Lang's Lehrbuch).
ua Naupliusauge, *pa* paariges Auge, *rf* Ruderfüsse, *ab* Abdomen, *1* erste Antenne.

Das zweite, annähnlich gestreckte Glied ist gegen das Basalglied gebeugt; das kurze dritte Glied trägt an seiner äusseren Seite die Haftscheibe, in deren Mitte der Cementgang (Ausführungsgang der Cementdrüse) mündet, während das stummelförmige vierte Glied mit einigen gewöhnlichen Borsten und einer grösseren Riechborste (Claus No. 39, Willemoes-Suhm No. 62) besetzt erscheint.

Die Cementdrüse (vgl. Fig. 282 *cd*) selbst weist in der Cyprislarve sehr verschiedene Grade der Ausbildung auf. Sie rückt in den später folgenden Puppenstadien an die Basis des zum Stiel sich umwandelnden Kopftheils der Larve und bildet hier entweder dichtgedrängte gewundene Zellstränge (Lepas pectinata) oder überall zerstreute Zellen, welche nur durch die Ausführungsgänge im Zusammenhang stehen. Dem Bau nach ist die Cementdrüse als eine Anhäufung zahlreicher einzelliger Drüsen an einen vielfach verzweigten Ausführungsgang zu betrachten, welchem die einzelnen Drüsenzellen wie Beeren einer Traube aufsitzen.

Ueber die Genese dieser Drüse und deren morphologische Zurückführung sind wir noch vollkommen im Unklaren. Es hat nicht an Versuchen gefehlt, dieselbe auf eines der beiden den Crustaceen zukommenden typischen Drüsenpaare (Antennendrüse und Schalendrüse) zu beziehen, wenngleich einer solchen Homologisirung durch die Ausmündung an einer anderen Extremität erhebliche Schwierigkeiten sich entgegenstellen. Claus (No. 8) findet im Inneren der Schalenduplicatur an dem freischwimmenden Cyprisstadium von Lepas

australis einen gewundenen drüsenähnlichen Zellstrang und ist geneigt, denselben mit der Schalendrüse der übrigen Entomostraken zu homologisiren, während er muthmasst, dass die in späteren Stadien erkennbare Cementdrüse sich von diesem Zellstrang herleitet. Dagegen hat Willemoes-Suhm (No. 62) schon in späteren Naupliusstadien eine paarige, zu den Seiten des Ursprungs der Oberlippe gelegene Drüsenmasse erkannt, aus welcher sich nach seiner Ansicht die Cementdrüse entwickeln soll. Bei diesem herrschenden Widerstreit der Ansichten werden wir gut thun, in der Cementdrüse vor der Hand eine eigenartige Bildung der Cirripedien zu erblicken und vorläufig von Homologisirungen mit Drüsen anderer Krebsgruppen abzusehen.

Eine äusserst tiefgreifende Veränderung ist in der Bildung der im Nauplius die Mundöffnung umgebenden Gliedmaassenpaare vor sich gegangen. Die II. Antenne scheint vollständig zu schwinden (wenn sie sich nicht etwa — wie Pagenstecher (No. 58) vermuthet — in dem tasterförmigen Anhang der Oberlippe erhalten hat). Die eigentlichen Mundtheile erscheinen nun schon sammt der Oberlippe auf einen wenig vorragenden Mundkegel gerückt und treten in der Form von drei Paaren stummelförmiger Anlagen auf, welche wir auf die späteren Mandibeln, I. Maxillen und die durch Vereinigung der II. Maxillen hervorgegangene Unterlippe beziehen müssen. In welcher Weise diese Mundtheile auf die Extremitäten des Metanaupliusstadiums zurückzuführen sind, ist noch völlig unklar. Am wahrscheinlichsten dünkt uns die Annahme von Claus (No. 8), der zufolge die Mandibeln aus dem Basalabschnitt des dritten Naupliusextremitätenpaares hervorgehen, während die dahinter gelegene Extremitätenanlage des Metanauplius (Fig. 279 *B*, *mx*) in ihrem äusseren Abschnitte die I. Maxillen liefert. Dagegen soll aus einem an der Innenseite dieser Extremitätenanlage gelegenen Rudiment die Unterlippe entstehen. Wir müssten sonach in dieser Gliedmaassenanlage des Metanauplius die nahe zusammengedrängten Anlagen des I. und II. Maxillenpaares vermuthen. Auch Metschnikoff (No. 53) lässt aus dieser Anlage zwei Extremitätenpaare hervorgehen, bezieht dieselben jedoch auf die Mandibeln und Maxillen des ausgebildeten Cirripeds, während die III. Gliedmaasse des Nauplius ebenso wie die des II. Paares vollständig verschwinden soll. An dem weiter nach hinten folgenden Körperabschnitt finden wir sechs Paare von Ruderfüssen (*rf*), welche in ihrem Bau auffallend an die Thoraxbeinpaare der Copepoden erinnern und auch in ähnlicher Weise als Schwimmfüsse verwendet werden. Sie bestehen aus einem zweigliedrigen Basalabschnitt und aus einem demselben eingefügten Exopoditen und Endopoditen, welche je aus zwei Gliedern zusammengesetzt sind und einen Besatz von längeren Ruderborsten aufweisen. Das hinterste Körperende trägt ein kurzes viergliedriges Abdomen (*ab*), welches mit zwei in lange Borsten auslaufenden Furcalanhängen endigt.

Von inneren Organen sei erwähnt, dass in diesem Stadium sich bereits sackförmige Ausstülpungen der als Magen bezeichneten Erweiterung des Darmcanals anlegen, welche zur sog. Leber sich umbilden, ferner, dass die Anlage der Ovarien in der Gestalt paariger, im Kopfabschnitt nahe der Ventralseite gelegener Schläuche bemerkbar wird.

Aus der freischwimmenden Cyprislarve geht nach erfolgter definitiver Fixirung die festgeheftete, cyprisähnliche Larve (Fig. 282) der Cirripedien hervor. Da in diesem Stadium die Nahrungsaufnahme, so-

wie die Locomotion völlig unterdrückt ist und unter der Cuticula des Cyprisstadiums (wie unter einer Puppenhaut) durch Wachsthumsprocesse wichtige innere und äussere Umbildungen am Körper der Larve sich vollziehen, so hat man dies Stadium mit einiger Berechtigung auch als cyprisähnliche Puppe bezeichnet. Auch letzterer geht durch Abstreifung der Cuticula des Cyprisstadiums das fertige, junge Cirriped hervor. Ueber das Detail der Vorgänge, unter welchen sich diese Umwandlung vollzieht, sind wir hauptsächlich durch die Untersuchungen von Darwin (No. 40), Pagenstecher (No. 58) und Claus (No. 39, 8) unterrichtet worden.

Die Larve heftet sich mittelst der an den ersten Antennen befindlichen Saugnäpfe und mittelst des von der Cementdrüse ausgeschiedenen Klebestoffes an der Unterlage fest. Sie ist ursprünglich derart befestigt,

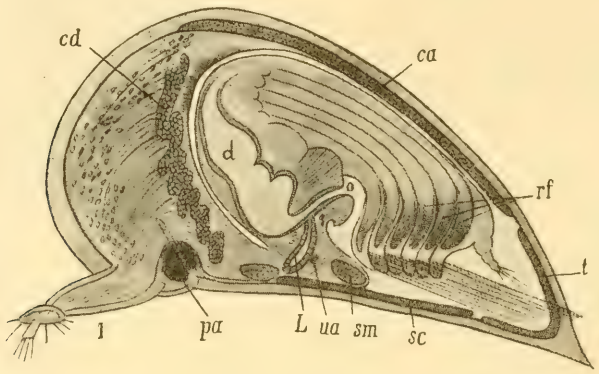


Fig. 282. Puppe von Lepas pectinata (nach Claus, aus Lang's Lehrbuch). *ua* Naupliusauge, *pa* paariges Auge, *rf* Thoraxbeinpaare (mit den Anlagen der Rankenfüsse im Inneren), *o* Mund, *d* Darm, *L* Leber, *sm* Schliessmuskel, *sc* Scuta, *t* Terga, ca Carina, *cd* Cementdrüse, *1* erste Antenne mit dem Saugnapf.

dass ihre ganze ventrale Seite die Unterlage berührt (vgl. Fig. 283 *A* und *B*). Die erste Umänderung, welche zunächst bemerkbar wird, sind gewisse Wachsthumsvorgänge, durch welche einzelne Theile der Larve der definitiven Form genähert werden. So werden die an dem Gipfel des Mundkegels gelegenen, bisher ungemein rudimentären Mundtheile deutlich entwickelt, welcher Vorgang sich bei den Lepaden vor Allem unter Vergrösserung der Oberlippe vollzieht. Ebenso wachsen die Thoraxbeinpaare (Fig. 283 *B*) viel länger zur Anlage der Rankenfüsse (*rf*) aus. Alle diese Theile werden unterhalb der etwas gelockerten Cypriscuticula angelegt. Es ist natürlich, dass die lang auswachsenden Rankenfüsse in den kurzen Hüllen der Thoraxbeine des Cyprisstadiums nicht genügenden Platz zur Entwicklung finden, und daher unter mannichfachen Krümmungen einigermassen gegen das Innere des Thorax vordrängen (Fig. 282). Das Abdomen verkümmert fast vollständig, während von der Basis desselben (Genitalsegment) der unpaare Penis als Ausstülpung vorwächst.

Gleichzeitig mit diesen Entwicklungsvorgängen vollzieht sich eine bedeutsame Lageveränderung des gesammten Thorax (vgl. Fig. 283 *A* und *B*). Während derselbe in den früheren Stadien der Ventralfläche annähernd parallel gelagert war, richtet er sich nun mehr senkrecht gegen dieselbe,

so dass die Afteröffnung jetzt nicht mehr hinter der Mundöffnung, sondern über dieselbe zu liegen kommt. Hand in Hand mit dieser Lageveränderung vollzieht sich auch eine schärfere Abgrenzung des Thorax von der Kopfregion, indem die Uebergangsstelle (*x*) der Thoraxwand in die innere Mantelfläche nach der Ventralseite zu vorrückt (vgl. die Lage des Punktes *x* in Fig. 283 *A* und *B*).

Inzwischen gehen auch mehrfache Veränderungen in dem vorderen Kopfabschnitte der Larve vor sich, welche die Umwandlung desselben in den Stiel der Lepadiden vorbereiten. Zunächst ist zu erwähnen, dass

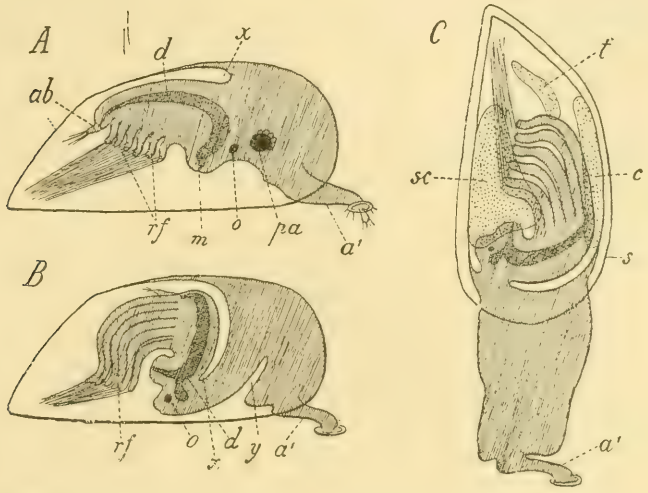


Fig. 283. Schematische Darstellung der Metamorphose von Lepas.

A Cyprisstadium, *B* festgeheftete sog. Puppe, *C* junges Lepasstadium, noch von der gelockerten Cyprisschale (*s*) umhüllt.

a' erste Antenne, *ab* Abdomen, *c* Carina, *d* Darmcanal, *m* Mund, *o* unpaares Auge, *pa* paariges Auge, *rf* Thoraxfüsse. *s* Cyprisschale, *sc* Scuta, *t* Terga, *x* Umschlagsstelle des dorsalen Integumentes, *y* ventrale Einbuchtung.

das verbreiterte Basalglied der Haftantennen vollständig mit dem Kopfabschnitt verschmilzt und in denselben aufgenommen wird, so dass die Haftantennen des ausgebildeten Cirripeds nur mehr aus drei Gliedern bestehen. Ausserdem bildet sich etwas hinter dieser Stelle eine tiefe Einfaltung (Fig. 283 *B*, *y*) der Körperoberfläche, als Andeutung, dass der zum Stiel sich umwandelnde Kopfabschnitt in den Larven dieser Stadien eine geknickte Lagerung einnimmt.

Diese Einfaltung kommt dadurch zu Stande, dass die Haut des Stieles sich von der Cuticula der Cyprislarve nach innen zurückzieht. Dabei bleiben jedoch einige wichtige Organe der Larve, welche in das ausgebildete Thier nicht mit übernommen werden, an der Cyprishaut haften. So vor Allem das paarige Auge (Fig. 282 *pa*), (während das Naupliusauge in das ausgebildete Cirriped übergeht und zeitlebens vorhanden ist), ferner die von Darwin als Apodemen bezeichneten Chitinfortsätze, welche zum Ansatz der Antennenmuskel dienen und mit der nun folgenden Häutung abgeworfen werden. Diese Details sind an unseren Abbildungen nicht angegeben.

Die wichtigste nun folgende Veränderung ist eine Lageveränderung der Larve und die damit in Zusammenhang stehende Streckung des Stieles. Die Larve erhebt sich nun von ihrer Unterlage, ihre Ventralfläche steht dann gegen die Unterlage senkrecht. Gleichzeitig rückt der Stiel zwischen den Schalenklappen des Cyprisstadiums heraus (Fig. 283 *C*) und streckt sich, wobei die eben erwähnte Einfaltung seiner ventralen Seite ausgeglichen wird.

Es wurde von Darwin (No. 40) hervorgehoben, dass jener Theil, mit welchem die Fixirung der Larve zunächst sich vollzieht, nicht dem Stirnrande entspricht, sondern dem vordersten Theil der ventralen Fläche. Erst nach der erwähnten Aufrichtung kommt der Stirnrand mit der Unterlage in Berührung und wird mit derselben durch Secret verklebt. Bei Cryptophialus dagegen, sowie bei Alcippe, Lithotrya und Anelasma wird diese Parthie nicht festgeklebt, sondern wächst noch weiter aus. Das kann nur geschehen, wenn die Unterlage entsprechend nachgiebt, was bei Anelasma als einfache Folge des ausgeübten Druckes, bei den übrigen genannten Formen in Folge einer bohrenden Action des Stieles bewirkt wird.

Das Herausrücken des Stieles aus der Cyprisschale wird dadurch ermöglicht, dass die letztere in diesen Stadien ihrer Unterlage nur mehr ganz locker aufsitzt. Während im Cyprisstadium der gesammte Kopfabschnitt in das Innere der zweiklappigen Schale aufgenommen ist, unterscheidet sich das ausgebildete Cirriped von der Larve dadurch, dass sein vorderster Kopfabschnitt (Stiel) von der Schale unbedeckt ist, während hier, ähnlich wie bei den Cladoceren, nur der die Mundtheile tragende Abschnitt des Kopfes in das Innere der Schale aufgenommen erscheint. Wir können uns diese Veränderung dadurch zu Stande gekommen denken, dass jener vorderste Theil der Mantelfalte, welcher in der Cirripedienpuppe den vordersten Kopfabschnitt bedeckt, bei dem Auswachsen des Stieles secundär wieder geglättet wurde.

Nun tritt unter der Cyprisschale auch schon die definitive Cirripedienschale deutlicher hervor, und sind an der letzteren die ersten Anlagen (primary valves Darwin) der fünf Kalkplatten (Scuta, Terga und Carina) zu erkennen (Fig. 283 *C*, *c*, *sc*, *t*). Diese Primärplatten (primary valves) zeichnen sich durch ihre siebähnliche Sculptur aus, was davon herrührt, dass die Grenzen der Matrixzellen an der mit Kalk imprägnirten Abscheidung erkennbar bleiben. An der Oberfläche sind diese Platten von einem cuticularen Häutchen bedeckt. Die Primärplatten nehmen nicht an Grösse zu; die Vergrösserung der Platten vollzieht sich in der Weise, dass unter den Primärplatten immer neue Kalkschichten zur Abscheidung kommen, welche die vorher abgelagerten Schichten an Grösse übertreffen. Das Oberflächenbild zeigt dann die Primärplatten von den concentrischen Grenzlinien der darunter liegenden Kalkschichten umgeben. Durch diese Vergrösserung der Platten werden die nicht verkalkten Parthien der Schale, welche sich zwischen den Platten ausdehnen, immer mehr eingeengt. Doch können diese Zwischenräume in einzelnen Fällen auch in ansehnlicher Ausdehnung erhalten bleiben (Conchoderma). Es verdient erwähnt zu werden, dass bei jenen Formen, denen eine grössere Plattenzahl zukommt, doch zunächst nur jene angeführten fünf Primärplatten angelegt werden.

Die Metamorphose der Balaniden ist für die ersten Stadien eine ganz ähnliche. Auch hier entwickelt sich zunächst aus der Cyprispuppe eine Jugend-

form, welche mit einem kurzen fleischigen Stiel der Unterlage aufsitzt. Erst später entwickelt sich aus letzterem die für die Balaniden charakteristische basale Ausbreitung und bildet sich jene äussere secundäre Mantelfalte, gegen welche das die Scuta und Terga tragende oberste Stück der Schale als Operculum eingesenkt erscheint. Die erste Anlage der Platten ist hier eine membranöse, entbehrt jedoch jener für die Lepaden erwähnten charakteristischen Sculptur.

Während auf diese Weise die Gestaltungsverhältnisse des ausgebildeten Thieres erreicht werden, treten auch an den inneren Organen wichtige, zum Theil noch wenig gekannte Veränderungen ein. Einige Organe werden mit der Häutung abgeworfen (paariges Auge, Antennenapodemen), andere einfach rückgebildet (Antennenmuskeln). Inzwischen zeigt sich am Darmcanal das Auswachsen der Leberausstülpungen. Die Cementdrüse erscheint beträchtlich vergrössert, vor Allem aber sind die Geschlechtsorgane zur Entfaltung gekommen. Für die Ovarien vollzieht sich eine charakteristische Lageveränderung, indem sie in das Innere des Stieles hineinrücken.

Mit der nun erfolgenden Häutung, durch welche die Cuticula der Cyprislarve abgeworfen wird, ist der Abschluss dieser Entwicklungsperiode gegeben. Die Häutung geschieht in der Weise, dass zunächst die äussere Cuticula der beiden Schalenklappen abgeworfen wird. Erst später häutet sich der Thorax und der innere Mantelraum.

Die Metamorphose scheint für die meisten Thoracica in der geschilderten Weise abzulaufen. Nur in einzelnen Fällen ist die Metamorphose mehr abgekürzt. So scheint es nach den Angaben von Koren und Danielssen (No. 48), dass die Larven von Anelasma squalicola den grössten Theil ihrer Metamorphose innerhalb des Mantelraums der Mutter durchlaufen. Kossmann erwähnt die Nauplien dieser Form, deren Larven nach den obengenannten Autoren mit sechs Beinpaaren versehen ausschwärmen sollen. Pagenstecher hat mit Recht diese Verhältnisse mit der Fixirung von Anelasma auf Haifischen in Zusammenhang gebracht. Noch mehr abgekürzt ist die Metamorphose bei Scalpellum Strömii, wo Hoek (No. 45) das von der Naupliushaut umhüllte Cyprisstadium noch innerhalb der Eihüllen vorfand.

B. Abdominalia.

Die Metamorphose der in die Columella von Fusus- und Buccinumschalen (besonders solcher, welche einen Paguriden beherbergen) sich einbohrenden Alcippe scheint nicht wesentlich von der der Thoracica abzuweichen. Die Nauplien sind durch Hancock bekannt geworden. Das Cyprisstadium, welches von Darwin (No. 40) beschrieben wird, ist durch den Besitz von sechs Thoraxbeinpaaren ausgezeichnet, was erwähnenswerth ist gegenüber der reducirten Zahl und Gestalt dieser Extremitäten im ausgebildeten Thiere, von denen sich nur vier Paare (das erste tasterförmig, das zweite zweiästig, das dritte und vierte einästig) erhalten.

Bei der in Haliotisschalen sich einbohrenden Kochlorine fand Noll (No. 56) zweierlei Larvenformen: kleinere, mit den Haftantennen versehene, aber eines Mantels entbehrende Larven, und grössere, mit zweiklappiger Schale versehene, einem Cyprisstadium ähnliche Formen. Es ist wahrscheinlich, dass die Metamorphose sich hier eng an die der nahe verwandten Gattung Cryptophialus anschliesst.

Die Entwicklung von Cryptophialus, welche durch Darwin (No. 40) bekannt geworden ist, muss als eine stark abgekürzte bezeichnet

werden. Das Ei wandelt sich hier ziemlich direct in die cyprisähnliche Larvenform um. Zunächst entsteht aus dem ovalen Ei eine Larvenform, an welcher man zwei Fortsätze als Anlagen der Haftantennen erkennen kann. Ein dritter Fortsatz deutet das hintere Körperende an. In einem späteren Stadium sitzen die Haftantennen genähert, während der Körper im Allgemeinen mehr spitz eiförmig gestaltet erscheint. Aus diesem Stadium geht die Cyprisform hervor, an welcher wir die Mantelduplicatur, das paarige Auge und die wohlentwickelten Haftantennen unterscheiden können. Thoraxbeinanlagen fehlen hier, doch finden sich an dem Abdomen drei Borstenpaare. Diese Larven kriechen mittelst der Haftantennen in der Mantelhöhle der Mutter umher, um sich schliesslich in die ausgebildete Form umzuwandeln. Ueber die Entwicklung des Stieles bei diesen Formen vgl. oben pag. 410.

C. Rhizocephala.

Die freischwimmenden Stadien der Rhizocephalen (Nauplius- und Cyprisstadium) sind schon früher durch F. Müller No. 54, 55, Kossmann No. 49 und Andere beobachtet worden. Die späteren Umwandlungen dagegen, durch welche der Uebergang des Cyprisstadiums in die ausgebildete parasitäre Form vermittelt wird, sind erst durch die Beobachtungen von Delage (No. 41) für Sacculina carcini bekannt geworden. Wir legen deshalb unserer Schilderung der Rhizocephalenentwicklung die Mittheilungen von Delage zu Grunde.

Die Nauplien von Sacculina carcini verlassen das Ei in einer mehr gedrungenen Form, gehen jedoch durch eine bald nach dem Ausschlüpfen erfolgende Häutung in eine gestrecktere Form (Fig. 284 *A*) über. Im Uebrigen zeigen sie ganz den für die Cirripedien normalen Typus. Die beiden Stirnhörner mit ihren Drüsen (*gl*) sind wohl entwickelt, ebenso die fadenförmigen Frontalorgane (*fs*) und das dem Gehirn aufgelagerte Naupliusauge (*ua*). Als Rest der Oberlippe ist ein als Rostrum bezeichneter Vorsprung zu erkennen; dagegen fehlt die Mundöffnung, der Darmcanal und die Afteröffnung. Die Stelle des Darmcanals ist hier von einer umfangreichen Nahrungsdotteransammlung eingenommen. Die Naupliusextremitäten (*1*, *2*, *3*) sind in der typischen Weise entwickelt; doch fehlen an den Protopoditen der zwei hinteren Paare die sonst daselbst zu findenden Kieferhaken. Eine zwischen dem Gehirn und dem Rostrum im Inneren des Körpers gelegene unpaare Zellgruppe wird von Delage als Ovarium (*ov*) in Anspruch genommen.

Fritz Müller hat für die Nauplien von Sacculina das Vorhandensein eines breiten, ovalen Rückenschildes behauptet. Doch hat bereits Kossmann darauf hingewiesen, dass die betreffenden Bilder auf Larven zu beziehen seien, welche vor der Häutung stehen und bei denen sich die Naupliuscuticula weit abgehoben hat.

Die wichtigsten nach einer weiteren dritten Häutung sich geltend machenden Veränderungen bestehen in dem Anwachsen des hinteren, thoracoabdominalen Abschnittes des Nauplius, an welchem bald die sechs Thoraxsegmente mit ihren Beinanlagen und die rudimentäre Anlage des Abdomens gesondert erscheinen. Gleichzeitig bereitet sich in den vordersten Gliedmassen des Nauplius die Bildung der Haftantennen vor (Metanaupliusstadium).

Durch die vierte Häutung wird das freie Cyprisstadium (Fig. 284 *B*) erreicht. Mit dieser Häutung werden die zweiästigen Extremitäten des Naupliusstadiums völlig abgeworfen und zwar bleiben nicht nur die Chitinhüllen dieser Extremitäten an der abgestreiften Hülle hängen, sondern es scheint, dass auch von den Weichtheilen desselben Einiges amputirt und mit der Häutung abgeschnürt wird. Das Cyprisstadium, welches ebenso wie die vorhergehenden Stadien des Darmcanals völlig entbehrt, weist in seiner Gestalt eine grosse Uebereinstimmung mit dem gleichnamigen Stadium der Thoracica auf. Die zweiklappige Schale hat ungefähr die gleiche Gestalt; die Gliederung des Thorax, die Gestalt

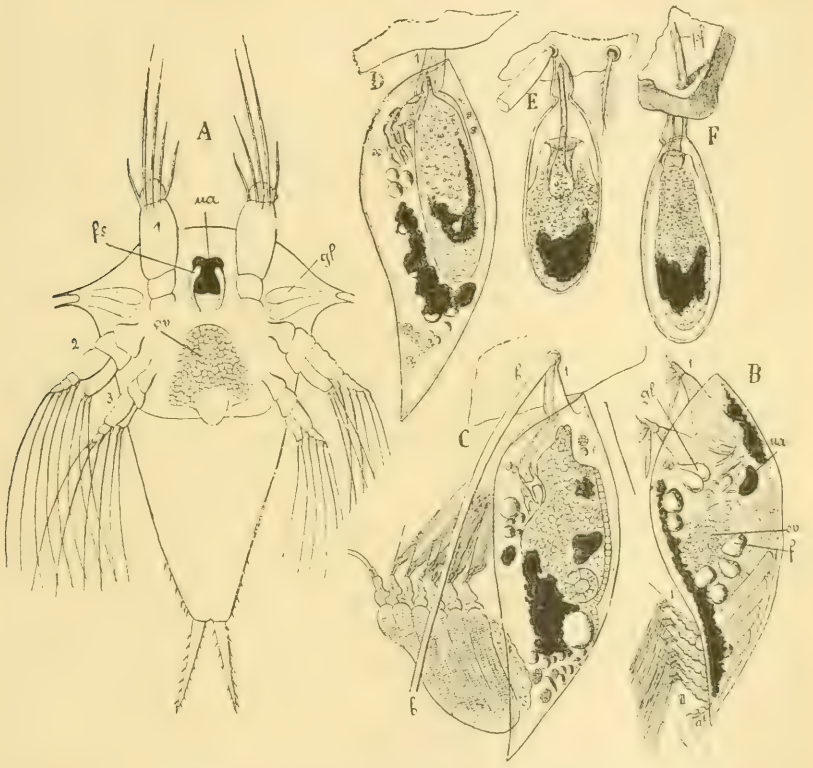


Fig. 284. Aufeinanderfolgende Larvenstadien von Sacculina Carcini (nach Delage, aus Lang's Lehrbuch).

A Nauplius nach der ersten Häutung, *B* freischwimmendes Cyprisstadium, *C* Cyprisstadium nach erfolgter Festheftung an einer Borste (*bb*) des Wirthes, *D* Bildung des kentrogonen Stadiums, *E* kentrogones Stadium nach Abstreifung der Cyprislarvenschale und mit Bildung des Pfeiles, *F* Durchstossung des Pfeiles durch den Chitinpanzer des Wirthes.

1, *2*, *3* die drei Paare der Naupliusgliedmaassen, *I—VI* Thoraxbeinpaare, *ab* Abdomen, *bb* Borste des Wirthes, *f* Fettkugeln, *fs* frontales Sinnesorgan, *gl* Drüsen der Stirnhörner, *ov* Anlage des Ovariums, *pf* Pfeil, *ua* Naupliusauge.

der Ruderfüsse (*I—VI*) stimmen überein. Das Abdomen (*ab*) ist ungemein rudimentär und besteht aus einem einzigen Gliede, welchem zwei Furcalfortsätze anhängen. Die erste Antenne (*1*) entbehrt der Saugscheibe

und des Cementganges. Sie besteht aus drei Gliedern: einem verbreiterten, mit den chitinösen Apodemen in Verbindung stehenden Grundgliede, einem gestreckten Mittelgliede und einem kurzen, mit drei Hakenborsten versehenen Endgliede. Erwähnenswerth ist der Mangel des paarigen Auges, während das Naupliusauge (*ua*) persistirt. Von inneren Organen sind vor Allem die sehr deutliche Zellmasse des Ovariums (*ov*), die kräftig entwickelte Musculatur, die noch vorhandene Drüse der Stirnhörner (*gl*), ferner Pigmentansammlungen und Nahrungsdottermasse (*f*) zu erkennen.

Das nächste Stadium, welches wir der Puppe der Thoracica gleichstellen können, wird von Delage als das kentrogone Stadium bezeichnet. In diesem Stadium vollzieht sich die Fixirung der Larve an dem Körper des Wirthes (Carcinus maenas) und das Eindringen derselben in die Leibeshöhle des letzteren. Nachdem das freie Cyprisstadium drei bis vier Tage lang umhergeschwärmt ist, sucht es eine junge Krabbe (von 3—12 mm Breite) auf, um sich an einer der Borsten (*bb*), die sich an dem Integument der letzteren erheben, festzuklammern. Die Fixirung (Fig. 284 *C*) vollzieht sich in der Weise, dass eine jener Borsten nahe ihrer Insertionsstelle von einer der beiden Haftantennen des Cyprisstadiums (*1*) umfasst wird. Die Stelle, an welcher die Cyprislarven sich festheften, ist nicht — wie man a priori erwarten sollte — an der Ventralfläche des Abdomens (des Wirthes) gelegen, sondern eine mehr beliebige. Häufig geschieht die Fixirung am Rücken des Wirthes, sehr häufig auch an den Beinen. Die nächsten, sich nun vollziehenden Veränderungen können bezeichnet werden als eine Häutung, welche unter umfangreicher Abstossung (Amputation) wichtiger Körperparthien sich vollzieht. Zunächst zieht sich die weiche Inhaltsmasse in den Haftantennen zurück und gleichzeitig werden die Apodemen (Chitinsehnen der Antennenmuskeln) aus dem Inneren des Körpers ausgestossen. Letztere haften noch lange an den Hüllen der Haftantennen. Auch diese erhalten sich längere Zeit (Fig. 284 *D*), denn sie sind zur Vermittlung der Fixirung am Wirthe von Wichtigkeit. Während sich nun die Weichtheile der Cyprislarve überall von der Chitinumhüllung zurückziehen, wird der Thorax weit aus den Schalenklappen vorgestreckt und in toto amputirt (Fig. 284 *C*). Dies kann nur unter einer ziemlich umfangreichen Continuitätstrennung bewerkstelligt werden und durch die so entstandene Ruptur werden in der Folge zahlreiche Reste innerer Organe nach aussen befördert, welche in gleicher Weise für die Larve verloren gehen. So wird ein grosser Theil des in der Larve befindlichen Pigmentes, sowie die Dotterreste ausgestossen, die Stirndrüsen und die gesammte Körpermusculatur fällt einem Rückbildungsprocess anheim und die dabei entstehenden Detritusmassen werden sammt dem Naupliusauge eliminirt. Der nach Lostrennung aller dieser Organe übrig bleibende Rest des Körpers zieht sich nun zur Bildung eines ovalen, soliden Sackes (Fig. 284 *D*) zusammen, welcher sich bald mit einer Chitinhülle umgiebt. Letztere liegt dem Sacke ringsum dicht an; nur im vordersten, den Haftantennen zugewendeten Antheil bemerkt man, dass der Weichkörper gegen das Innere der Haftantennen anscheinend bloss liegt. Wahrscheinlich ist die neugebildete Hülle hier ungemein zart und der Innenfläche der Haftantennen dicht angelagert. Die Schichten, in welche der Inhalt des Sackes zerfällt, sind in diesen Stadien sehr undeutlich. Doch kann man eine oberflächliche, ectodermale Zellschicht von der aller Wahrscheinlichkeit nach mesodermalen Innenmasse unterscheiden, deren Hauptbestandtheil die Zellmasse

des Ovariums ausmacht, während ausser Pigment- und Dotterresten wohl auch weitere Mesodermelemente in die Bildung dieser Schicht eingegangen sein dürften, von welchen sich die Hodenanlagen, sowie die Musculatur und andere Organe der ausgebildeten Sacculina herleiten. Es ist von Wichtigkeit, im Auge zu behalten, dass der so entstandene encystirte Sack, nachdem der gesammte Thorax abgestossen wurde, ausschliesslich aus dem Kopfabschnitt der Cyprislarve hervorgegangen ist.

Zunächst beginnt nun der Weichkörper der sackförmigen Larve an seinem vorderen Ende eine kleine ausgezogene Spitze zu entwickeln (Fig. 284 *D*), welche in den Innenraum der zur Festheftung verwendeten Antenne vorgeschoben ist, worauf die Abscheidung einer neuen Chitincuticula an der Oberfläche des Weichkörpers (zweite Häutung des kentrogonen Stadiums) erfolgt (Fig. 284 *E*). Indem diese neuausgeschiedene Cuticularschicht sich im Bereiche des vorderen Spitzchens beträchtlich verdickt, kommt es hier zur Bildung jener pfeilförmigen Röhre, nach welcher das kentrogone Stadium benannt ist. Letztere stülpt, indem sie sich durch Längenwachsthum vergrössert und dabei etwas krümmt, die Oberfläche des Sackes in dessen vorderem Antheile nach Innen ein (Fig. 284 *E*). In diesem Stadium haftet die abgestossene Cyprisschale nur mehr ganz locker an dem Sacke und wird meist völlig abgeworfen.

Nun erfolgt die Vorstossung des Pfeiles (Fig. 284 *F*, *pf*), wobei die eben erwähnte Einstülpung wieder ausgestülpt wird. Der Pfeil gelangt zunächst in den Innenraum der Haftantenne, und von da — durch die letztere geleitet — an die weiche Einlenkungsmembran der Borste, an welcher das Cyprisstadium sich festgeheftet hat. Indem der Pfeil diese Membran durchbohrt, ist eine Communication zwischen dem Innenraum des Sackes und der Leibeshöhle des Wirthes hergestellt. Während dieser Vorgänge umgiebt sich der weiche Innenkörper mit einer weiteren, ganz feinen Chitincuticula (dritte Häutung des kentrogonen Stadiums).

Es folgt nun eine Lücke in unserer Kenntniss der Sacculina-Entwicklung. Es kann jedoch kaum einem Zweifel unterliegen, dass der Weichkörper der Larve durch den Canal des Pfeiles hindurchschlüpft, um auf diese Weise in die Leibeshöhle des Wirthes zu gelangen. Die Sacculina ist nun zu einem Endoparasiten (Sacculina interna) geworden.

Sacculina interna. Die endoparasitäre Larve wandert nun von jenem Punkte, an welchem die Festheftung des Cyprisstadiums sich vollzog im Inneren des Wirthes weiter, bis sie die ventrale Seite des Darmcanals im Bereiche des Abdomens erreicht hat, wo die endgültige Fixirung stattfindet. Gleichzeitig entsendet sie bereits ein äusserst ausgebreitetes Geflecht von Wurzeln, welche in sämmtliche Körperregionen des Wirthes eindringen, die Oberfläche sämmtlicher Organe umspinnen und nur das Herz und die Kiemen unbelästigt lassen. An der Stelle, an welcher die eigentliche Sacculina sich findet, treten sämmtliche Wurzeln zur Bildung einer Platte (Basalmembran) zusammen (vgl. Fig. 286 *B*), in deren Mitte eine Vorwölbung (Centraltumor (Fig. 286 *C*) zu bemerken ist. Die Anlage des Körpers der Sacculina liegt in diesen Centraltumor als sog. Nucleus eingesenkt. Wurzeln, Basalmembran und Centraltumor zeigen im Wesentlichen denselben histologischen Bau. Sie bestehen aus einem oberflächlichen Epithel (Ectoderm) und einem inneren, cavernösen Gewebe, welches aus sternförmigen, mit einander anastomosirenden Bindegewebszellen zusammengesetzt ist.

Der Nucleus (Fig. 285) ist in den Centraltumor vollkommen eingesenkt; er liegt demnach in einer Höhle, welche Delage als Perivisceralhöhle (*p*) bezeichnet und welche nur durch eine feine Oeffnung (*o*) nach aussen mündet. Auch diese Oeffnung schliesst sich (Fig. 285 *B*), um später in der Form einer quergestellten Spalte (Fig. 286 *f*, fente de sortie) wiederzuerscheinen. Jene Stelle, an welcher der Nucleus der Wand der Perivisceralhöhle aufsitzt, wird schon jetzt als Stiel (Pedunculus) des Nucleus bezeichnet.

Am Nucleus (Fig. 285 *A*) selbst können wir eine oberflächliche ectodermale Schichte unterscheiden, welche im Umkreis des Stieles in die Wandung der Perivisceralhöhle übergeht. Die Innenmasse des Nucleus besteht in diesen Stadien fast ausschliesslich aus der Ovarialanlage (*ov*); doch finden sich in seinem Stiel einige Mesodermzellen (*m*), welche für die Ausbildung der Hoden, der Musculatur, des Bindegewebes etc. von Bedeutung werden.

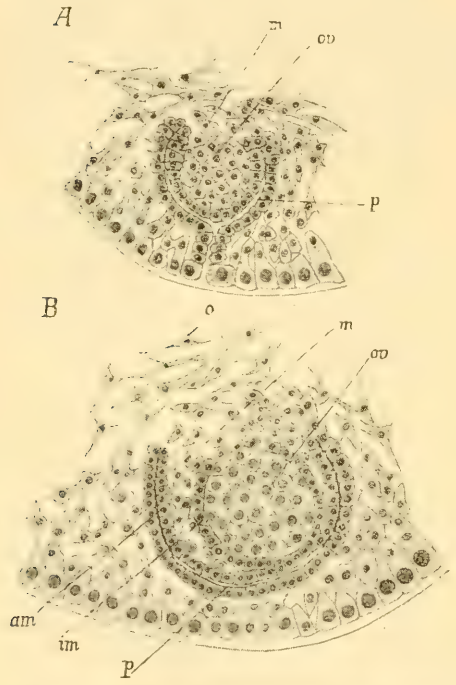


Fig. 285. Zwei Schnitte durch den Nucleus einer Sacculina interna (nach Delage).

A jüngeres Stadium, *B* älteres Stadium.

am äussere Mantelschicht, *im* innere Mantelschicht, *m* Mesodermzellen *o* Oeffnung der perivisceralen Höhle, *ov* Ovarialanlage, *p* perivisceral Höhle.

Es tritt nun zunächst in der Ectodermschicht des Nucleus eine Spaltung (Delamination) auf, indem diese Lage durch Zellvermehrung zweischichtig wird und die beiden so gebildeten Schichten auseinanderrücken (Fig. 285 B). In den Zwischenraum zwischen beiden wandern einige der oben erwähnten Mesodermzellen ein, um die Musculatur des Mantels der Sacculina zu liefern. Die beiden nun entstandenen Ectodermschichten bezeichnet man als äussere (am) und innere (im) Mantelschicht nach ihrer Beziehung zum Mantel der späteren Sacculina. Es vollzieht sich nun ein ganz ähnlicher zweiter Delaminationsprocess im Bereich der inneren Mantelschicht, durch welchen von dieser nach innen ein den centralen Theil des Nucleus umkleidendes ectodermales Blatt abgetrennt wird. Letzteres wird, da es den späteren Visceralsack der Sacculina bildet, als perivisceral Ectodermschicht unterschieden. Zwischen dieser und der inneren Mantelschicht tritt nun eine von Chitin ausgekleidete Höhlung (Fig. 286 *b*) auf, der sog. Brutraum (cavité incubatrice). Man sieht, dass auf solche Weise durch Umbildungen des Nucleus an diesem die wichtigsten Körperparthien der ausgebildeten Sacculina angelegt worden sind: der innere Visceralsack, die Bruthöhle

und die dieselbe umgebende Mantelduplicatur. Der Visceralsack wird nicht ringsum von der Bruthöhle umgeben, sondern längs eines Halb-Meridians geht die innere Mantelschicht in zwei Blättern in die perivisceralе Ectodermschicht über; diese Uebergangsstelle ist das sogen. Mesenterium, für welches Delage eine ventrale Lage am Körper der Sacculina in Anspruch nimmt.

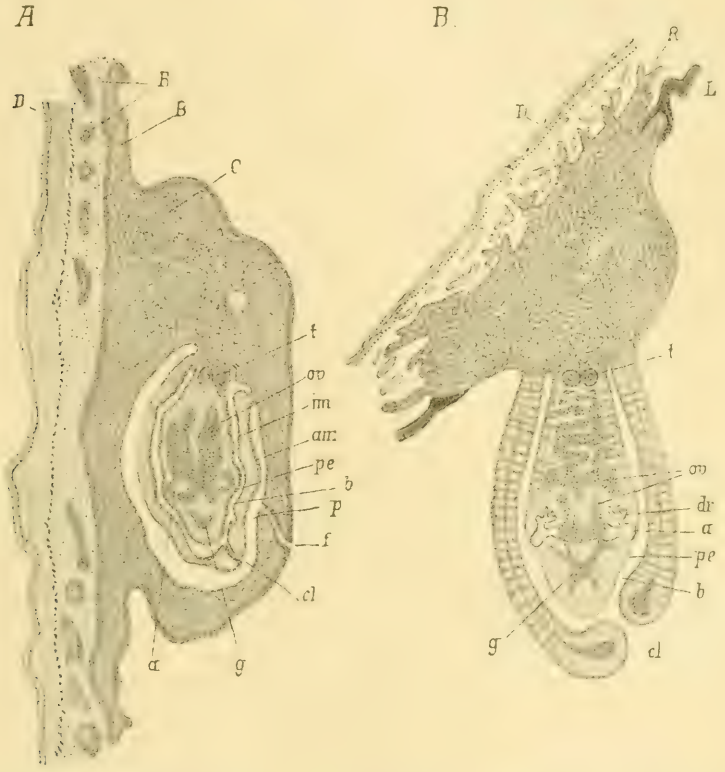


Fig. 286. Längsschnitte durch zwei Entwicklungsstadien von Sacculina carcini (nach Delage).

A Sacculina interna, *B* Sacculina externa.

a Atrium (Erweiterung des Oviducts), *am* äussere Mantelschicht, *b* Bruthöhle (Mantelhöhle), *B* Basalmembran, *C* Centraltumor, *cl* Cloakenöffnung, *D* Darmwand des Wirthes, *dr* Eiersackdrüsen, *f* Oeffnung der perivisceralen Höhle, *g* Ganglion, *im* innere Mantelschicht, *L* Leibeswand des Wirthes, *ov* Ovarium, *p* perivisceralе Höhle, *pe* perivisceralе Ectodermschicht, *R* Wurzelausläufer (z. Th. im Querschnitt getroffen), *t* Hodenanlagen.

Nachdem wir uns so über die Entstehung der Gesammtkörperform der Sacculina orientirt haben, sind noch einige Worte über die Anlage der wichtigsten Organe beizufügen. Im Bereiche des Mantels sind die Veränderungen wenig eingreifend. Es bildet sich — und zwar erst in späten Stadien — eine Durchbrechung der Mantelhöhe gegen die Perivisceralhöhle aus: die spätere Cloakenöffnung (Fig. 286 *Cl*), welche dem Stiel der Sacculina ungefähr gegenüber, doch einigermassen nach der linken Körperseite verschoben liegt. Während die Ectodermzellen des Mantels sich zur Bildung

transversaler Connectivfasern (Fig. 286 *B*) verlängern, wandeln sich die Mesodermzellen zu längsverlaufenden Muskelzügen und zum Cloakensphincter um.

Wichtigere Veränderungen greifen im Bereiche des Visceralsackes Platz. Hier bildet sich das Ganglion (*g*) durch eine Einwanderung von Ectodermzellen, an welcher sich nicht nur die periviscerale Ectodermschicht, sondern auch (wohl unter Vermittlung des Mesenterialrandes?) die innere Mantelschicht betheiligen soll. Während in früheren Stadien der ganze Innenraum des Visceralsackes fast ausschliesslich von der Ovarialanlage eingenommen war, wandern nun vom Stiel aus zahlreiche Mesenchymzellen in den Visceralsack ein, umgeben das Ovarium, um welches sie eine peritoneale Hülle bilden, und erfüllen den Raum zwischen Leibeswand, Ganglion und Ovarium. Gleichzeitig erfährt die Ovarialanlage einen Zerfall in zwei laterale, durch eine Commissur verbunden bleibende Lappen. Nicht völlig sichergestellt ist die Art der Entstehung der kurzen Oviducte. Doch glaubt Delage dieselben auf eine paarige, seitliche Ectodermeinstülpung zurückführen zu können, welche, indem sie sich nach innen erweitert, zur Bildung der sog. Atrien (*a*) Anlass giebt, an deren Wand als seitliche Ausstülpungen die Eiersackdrüsen (Kittdrüsen, glandes cémentaires *dr*) angelegt werden. In gleicher Weise entstehen die Vasa deferentia durch Ectodermeinstülpungen nahe dem Stiele des Visceralsackes, während die eigentlichen Hoden (*t*) von Mesodermzellen, welche sich dem Ende der Vasa deferentia anlagern, abzuleiten sind.

Nachdem auf diese Weise die Sacculina, völlig im Inneren des centralen Tumors (in der perivisceralen Höhle) eingeschlossen, fast vollständig die Entwicklungsstufe des ausgebildeten Thieres erreicht hat, tritt sie zunächst an die Oberfläche des Centraltumors, indem sie durch die erweiterte Ausgangsöffnung der perisomatischen Höhle nach aussen schlüpft. Jene Faltenbildung, durch welche diese Höhle gebildet war, zieht sich nun an die Basis des Stieles der Sacculina zurück, um bald vollständig zu verschwinden. Während des nun erfolgenden Grössenwachsthums der aus dem Centraltumor hervorgetretenen Sacculina übt dieselbe auf die ventrale Wand des Abdomens (Fig. 286 *B*, *L*) des Wirthes einen ständigen Druck aus, welcher zur Gangrän der betreffenden Parthien und in Folge dessen zur Ausbildung einer Usur führt, durch welche der Körper der Sacculina frei nach aussen vortritt, während der Stiel die Verbindung mit der im Inneren verbleibenden Basalplatte und dem Wurzelgeflecht vermittelt.

Die Sacculina ist durch diese Vorgänge zur Sacculina externa (Fig. 286 *B*) umgewandelt worden. Die nach aussen vorliegenden Theile erleiden nun eine stärkere Chitinisirung. Unter weiterer Grössenzunahme wird das Stadium der Geschlechtsreife erreicht.

Die im Vorstehenden geschilderte Metamorphose der Sacculina gehört wohl zu den merkwürdigsten Umwandlungsprocessen im ganzen Thierreiche. Die Einschiebung eines vorübergehenden endoparasitären Zustandes müssen wir wohl auf die damit verbundene geschützte Lage der Larve zurückführen, wie denn überhaupt diese ganze Form der Entwicklung jedenfalls starke cänogenetische Veränderungen erlitten hat. Wenn wir nach der Entwicklungsgeschichte mit Rücksicht auf die ungemeine Vereinfachung im Bau der kentrogonen Larve auch nicht im Stande sind, die Körpertheile des ausgebildeten Thieres auf die des Cyprisstadiums zurückzuführen, so werden wir doch unter Beiziehung

anderer Formen (wie Anelasma) keinen Moment im Zweifel sein können, in welcher Weise wir den Körper der ausgebildeten Sacculina zu deuten haben. Demnach würde der an seiner Basis in Wurzeln auslaufende Pedunculus der Sacculina dem Stiel der Lepaden, der Mantel der Sacculina der Schale der letzteren und der Brutraum der Sacculina dem Mantelraum der Lepaden gleichgesetzt werden müssen. Die Cloake von Sacculina würde dann dem Schalenschlitz der Lepaden entsprechen. Für diese Deutung spricht vor Allem die gleiche Lagerung der Eiersäckchen in diesen Räumen. Es ist unter Vergleich mit Anelasma wahrscheinlich, dass die von Delage gewählte Bezeichnung des mesenterialen Randes als Ventralseite der Sacculina in der That die richtige ist.

Es ist in neuerer Zeit mehrfach versucht worden, die Gruppen der Rhizocephalen den übrigen Cirripedien als eine mehr selbstständige Gruppe (Unterordnung) gegenüberzustellen. Dem gegenüber muss darauf hingewiesen werden, dass dieselben in den Nauplius- und Cyprisstadien eine so vollkommene Uebereinstimmung mit den übrigen Cirripedien aufweisen, dass wir auf die in Folge des Parasitismus offenbar ganz secundär aufgetretenen Veränderungen des Baues der ausgebildeten Form kein allzugrosses Gewicht legen dürfen.

D. Ascothoracida.

Die Gruppe der Ascothoracida umfasst einige Formen, welche in Anthozoen leben (Laura Gerardiae, Synagoga mira, Petrarca bathyactidis), während Dendrogaster astericola als Endoparasit in Asteriden (Solaster, Echinaster) vorgefunden wird. Den wichtigsten Zügen der Organisation nach zeigen sich diese Formen, von denen Laura durch die Untersuchungen von Lacaze-Duthiers (No. 51) am eingehendsten bekannt geworden ist, als echte Cirripedien, wenngleich sie innerhalb dieser Gruppe eine Sonderstellung beanspruchen. Sie sind von einem umfangreichen Mantel umschlossen, welcher hier directe Beziehungen zu den Schalenklappen des Cyprisstadiums zeigt und sowohl die Leberausstülpungen des Darmcanals, als auch die Ovarien zwischen seinen beiden Lamellen beherbergt. Der eigentliche Körper erscheint sehr reducirt, doch noch deutlich gegliedert, die Mundwerkzeuge saugend, die 6 (respective 5) Thoraxbeinpaare verkümmert, das Abdomen kurz. Es verdient zur Charakteristik der Gruppe Erwähnung, dass die 1. Antennen hier niemals in der Weise, wie bei den übrigen Cirripedien, zur Fixirung des Körpers Verwendung finden. Ueberhaupt müssen wir zur morphologischen Erklärung dieser Formen weniger die ausgebildete Lepasform, als vielmehr die freischwimmende Cyprislarve zum Vergleiche heranziehen.

Von der Entwicklungsgeschichte dieser Formen ist bisher sehr wenig bekannt. Hinsichtlich der Furchung scheint sich Laura ähnlich wie Balanus zu verhalten. Die Nauplien dieser

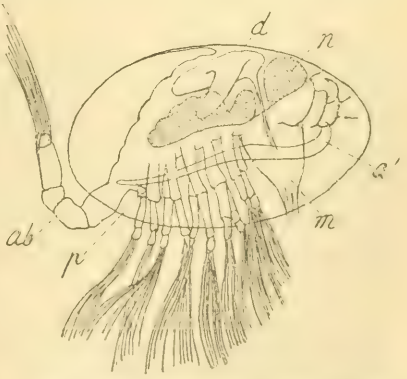


Fig. 287. Freischwimmendes Cyprisstadium von Dendrogaster astericola (nach Knipowitsch).

a' erste Antenne, *ab* Abdomen, *d* Darm, *m* Mundkegel, *n* Nervensystem, *p* Penisrudiment.

Form zeigen wenig Aehnlichkeit mit dem typischen Cirripediennauplius, indem ihnen die so ungemein charakteristischen Stirnhörner fehlen. Eine kleine, jedenfalls in den Entwicklungskreis von Laura gehörige Form, welche Lacaze-Duthiers beobachtete, dürfte möglicherweise als Zwerchmännchen aufzufassen sein. Dagegen sind die Cypris-Larvenstadien für Dendrogaster (Fig. 287) durch Kupowitsch (No. 47) bekannt geworden, bei welcher Form die Metamorphose abgekürzt erscheint, indem kein freies Naupliusstadium durchlaufen wird. Die Larven, denen eine Afteröffnung ebenso fehlt, wie den ausgebildeten Formen, ähneln im Allgemeinen den Cyprisstadien der Cirripedien. Doch fehlen sowohl die einfachen, als die zusammengesetzten Augen. An der ersten Antenne ist ein äusserst umfangreicher Riechfaden (*a'*) entwickelt. Es finden sich fünf zweiästige Thoraxbeinpaare; das erste Abdominalsegment trägt ein Penisrudiment (*p*). Das Abdomen (*ab*), welches sich durch seine Länge auszeichnet, besteht aus fünf Gliedern und den Furcalanhängen.

E. Zur morphologischen Zurückführung der „complemental males".

In Hinsicht der geschlechtlichen Differenzirung weisen die Cirripedien äusserst complicirte und schwierig zu deutende Verhältnisse auf. Im Allgemeinen sind die Cirripedien hermaphroditisch. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir dieses Verhältniss unter Berücksichtigung der bei fast allen übrigen Crustaceen[1]) als Regel geltenden Trennung der Geschlechter als ein in Folge der festsitzenden Lebensweise secundär erworbenes betrachten. Wir müssen annehmen, dass die freischwimmenden Ahnen der Cirripedien getrennte Geschlechter aufwiesen und dass der Hermaphroditismus erst nach erfolgter Festsetzung erworben wurde und sich allmählich befestigte. Während letzteres bei den Balaniden und Rhizocephalen in dem Grade stattfand, dass der Hermaphroditismus in diesen Gruppen das ausschliesslich herrschende Verhältniss darstellte, zeigt die Gruppe der Lepaden die Tendenz in manchen Gattungen nach der Richtung der Trennung der Geschlechter zurückzuschlagen, indem hier männliche Formen auftreten, welche entweder neben den Hermaphroditen sich vorfinden und dann als Ergänzungsmännchen (Complemental males) bezeichnet werden, oder aber — im Falle vollständiger Trennung der Geschlechter — neben echten weiblichen Formen vorkommen. Stets sind diese männlichen Formen kleiner als die Hermaphroditen (beziehungsweise Weibchen); sie finden sich an dem Körper der hermaphroditischen (bez. weiblichen) Form wie Parasiten angeheftet. Während aber in einzelnen Fällen die Verhältnisse der Körpergestaltung des Männchens dasselbe nur wenig von der hermaphroditischen Form entfernen (Scalpellum villosum und Peronii), macht sich in anderen Fällen ein auffallender sexueller Dimorphismus geltend, indem die Männchen einem Rückbildungsprocess unterliegen, in Folge

[1]) Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass Hermaphroditismus auch in anderen Crustaceengruppen beobachtet ist. So scheint er nach Bullar, P. Mayer u. A. unter den Isopoden verbreitet, ferner wurde er als ein mehr gelegentliches Vorkommen von Nebeski bei Amphipoden, von Ischikawa bei Gebia und von Bernard bei Lepidurus (Apus) beobachtet. Es geht hieraus hervor, dass die Trennung der Geschlechter bei den Crustaceen sehr leicht mit dem hermaphroditischen Verhalten vertauscht wird. Letzteres wurde bei den Cirripedien in Folge der festsitzenden Lebensweise zur Regel.

dessen sie der kalkigen Scelettheile, der Extremitäten sowie des Mundes und Darmcanals verlustig werden und als echte Zwergmännchen auf eine sehr niedere Stufe der Organisation herabsinken. Es lassen sich in Hinsicht auf diesen Rückbildungsprocess der Männchen für die Gattungen Scalpellum (im Anschlusse an Hoek No. 46) folgende Stufen unterscheiden:

I. Echte hermaphroditische Formen (Scalpellum balanoides Hoek).
II. Grosse hermaphroditische Formen mit kleinen Ergänzungsmännchen.
   a) die Männchen sind im Bau der hermaphroditischen Form ähnlich. Die Trennung von Capitulum und Pedunculus ist erkennbar, Mund und Darmcanal vorhanden (Scalpellum villosum, Scalpellum Peronii).
   b) die Männchen rückgebildet. Ohne Mund und Darm, ohne oder nur mit rudimentären Kalkschalen, ohne Pedunculus (Scalpellum vulgare, Scalpellum rostratum).
III. Getrennte Geschlechter. Die Weibchen gross, mit der hermaphroditischen Form der vorhergehenden Arten übereinstimmend entwickelt. Männchen sehr klein (Scalpellum ornatum, Sc. regium Hoek, etc.).

An die letztere Gruppe würden sich die Abdominalia (Alcippe, Cryptophialus) anschliessen. Auch hier finden wir getrennte Geschlechter, mit sehr entwickeltem sexuellen Dimorphismus. Die Zwergmännchen erscheinen ungemein rückgebildet. Sie entbehren der Rankenfüsse, sowie des Mundes und Darmcanals. Im Uebrigen lässt sich ihre Körperbildung unter Berücksichtigung der eingetretenen Reductionen auf die Formgestaltung der Weibchen zurückführen.

Aehnliche Verhältnisse, wie die oben für Scalpellum erwähnten, finden sich auch in der Gattung Ibla. Hier begegnen wir bei Ibla quadrivalvis neben der hermaphroditischen Form ein kleines Ergänzungsmännchen mit umfangreichem Pedunculus aber sehr reducirtem Capitulum und verminderter Zahl der Thoraxbeine, während bei Ibla Cumingii ein ähnliches Männchen neben echten Weibchen vorkommt, sich sonach Trennung der Geschlechter findet.

Es geht aus dem Obigen hervor, dass wir — im Anschlusse an Hoek (No. 46) — bei der Ableitung der geschlechtlichen Verhältnisse der Cirripedien von der hermaphroditischen Form ausgehen, aus welcher sich erst secundär Zwergmännchen neben Hermaphroditen und in anderen Fällen völlig getrennte Geschlechter mit entwickeltem sexuellen Dimorphismus herausgebildet haben. Es wird sonach die Reihe der „complemental males“ sowohl als der Zwergmännchen unter Rückbildung der weiblichen Geschlechtsanlage von der hermaphroditischen Form abgeleitet. Wir gewinnen hiedurch für diese ganze Reihe rückgebildeter männlicher Formen einen einheitlichen Ausgangspunkt. Allerdings möchte es schwer fallen, zu erklären, wie bei hermaphroditischen Formen ein Bedürfniss zur Entwicklung complementärer männlicher Formen sich geltend machen konnte. Wir werden hier von der durch F. Müller beobachteten Thatsache ausgehen müssen, dass auch bei den echten Hermaphroditen der Lepaden gegenseitige Begattung ausgeübt wird. Halten wir uns die Bedeutung vor Augen, welche die Vermischung der Zeugungsproducte zweier gesonderter Individuen für die Lebenskräftigkeit der Nachkommenschaft im ganzen Thierreiche besitzt, so werden wir uns vielleicht vorstellen können, dass neben den Vortheilen des durch die sedentäre Lebensweise

erzeugten Hermaphroditismus durch Production von Complementärmännchen auch noch jene Vortheile gesichert werden sollten, welche für die Art aus der Befruchtung der Eier mit den männlichen Zeugungsproducten eines anderen Individuums resultiren. Wir müssen dieses Verhältniss als ein theilweises Zurückschlagen nach der Richtung der Trennung der Geschlechter betrachten, zu welcher es dem im weiteren Verlaufe bei einzelnen Formen auch wieder gekommen ist.

Der geschilderten Auffassung steht die Ansicht von Claus (No. 8) gegenüber, nach welcher die getrennt geschlechtlichen Formen (wie Alcippe und Cryptophialus) das ursprüngliche Verhältniss der Trennung der Geschlechter ständig beibehalten haben. Aus diesen hätte sich durch Umwandlung der Weibchen in die grosse hermaphroditische Form das für die meisten Lepaden gültige Verhalten herausgebildet, während die Männchen sich nur in einzelnen Arten als complementäre Männchen erhalten hätten. Demzufolge wären die Männchen ein rudimentäres Ueberbleibsel aus jenen Zeiten, in denen der Hermaphroditismus sich noch nicht als allgemeine Regel bei den Cirripedien herausgebildet hatte. Durch diese geistvolle Auffassung würde das Vorkommen von Zwergmännchen neben Hermaphroditen für eine Anzahl von Formen (aber nicht für Scalpellum villosum und Peronii) ungezwungen erklärt. Doch hat Hoek gegen diese Anschauung geltend gemacht, dass in diesem Falle die Zwergmännchen eine beträchtlichere Annäherung des Baues an den der Cyprisform aufweisen müssten, als diess thatsächlich der Fall ist, während in Wirklichkeit die Zwergmännchen durch allmähliche Uebergänge mit den Complementärmännchen von Scalpellum villosum und Peronii verbunden erscheinen, welch' letztere sich offenbar von der hermaphroditischen Form ableiten.

Jene von Claus geäusserte Auffassung würde für die Rhizocephalen zutreffen, wenn die Behauptung von Fr. Müller und Delage sich bewahrheiten sollte, dass diesen Formen Zwergmännchen zukommen, welche zeitlebens über die Körpergestaltung der Cyprispuppe nicht hinausgehen. Diese Ansicht, welche sich auf den Befund einiger an der Cloakenöffnung der jungen, äusseren Sacculina angehefteter, abgestorbener Cyprishüllen gründet, muss jedoch vorläufig als zweifelhaft erscheinen, wie sie denn auch thatsächlich von Giard zurückgewiesen worden ist.

6. Copepoden.

Die mit Rücksicht auf ihre Körpergliederung sehr einheitliche und trotzdem ungemein gestaltenreiche und mannichfaltige Gruppe der Copepoden weist morphologische Charaktere auf, welche wir mit Bezug auf die hypothetische Ahnenform der Entomostraken als entschiedene Rückbildungserscheinungen bezeichnen müssen. Hierher sind zu rechnen die geringe Körpergrösse und die verhältnissmässig geringe Anzahl von Leibessegmenten, die reducirte Gestalt oder der vollständige Mangel des Herzens, der Mangel gesonderter Respirationsorgane (Kiemensäckchen), der Verlust des paarigen Seitenauges, das nur in den Familien der Corycaeiden und Pontelliden erhalten ist (?) und vielleicht auch die geringe Entwicklung des Rückenschildes. Andererseits finden wir jedoch Merkmale, nach denen wir die Copepoden den ursprünglichsten Crustaceenformen der jetzt lebenden Fauna zurechnen müssen. Als solche sind vor Allem zu nennen: die Verwendung beider Antennenpaare als Locomotions- und Klammerorgane, der sehr ursprüngliche Bau der Mundwerkzeuge bei den freilebenden Formen (Vorkommen eines zweiästigen

Mandibulartasters, die reiche Gliederung der 1. Maxille (vgl. Fig. 268 *A*) und die bei den freilebenden Formen auf sehr ursprüngliche Verhältnisse hinweisende Metamorphose.

Hinsichtlich der Körpergliederung sei darauf hingewiesen, dass wir als vorderste Körperregion einen einheitlichen Kopfabschnitt unterscheiden, welcher die Antennen- und Mundwerkzeuge trägt. Von letzteren, welche in drei Paaren (Mandibeln, I. Maxillen, II. Maxillen) vorhanden sind, spaltet sich das letzte Paar zu einem Doppelpaar von Gliedmaassen, indem der Exopodit nach vorne gerückt als 1. Maxillarfusspaar bezeichnet wird, während der Endopodit den nach hinten folgenden 2. Maxillarfuss liefert. Die Thoraxregion besteht aus 5 mit gabelästigen Ruderfüssen (Fig. 267 *A*) versehenen Segmenten, von denen das letzte rudimentär entwickelt sein kann, während das vorderste häufig mit dem cephalischen Abschnitt verschmilzt, aus welcher Vereinigung der als Cephalothorax zu bezeichnende vorderste Körperabschnitt entsteht. Das Abdomen besteht aus 5 Segmenten, von denen nur das vorderste ein Extremitätenrudiment (Genitalhöcker) trägt. Durch Verschmelzung der beiden vordersten Abdominalsegmente entsteht bei den Weibchen meist ein Genitaldoppelsegment, welches die Geschlechtsöffnung trägt.

Es ist ein in der Crustaceenreihe fast einzig dastehendes Vorkommen, dass bei einigen Pontelliden der Cephalothoraxabschnitt, durch auftretende Segmentgrenzen in einzelne (aus je zwei Segmenten bestehende) Unterabtheilungen zertheilt wird. Wir werden diese Segmentirung wohl nur als secundäres Wiederauftreten einer längst verloren gegangenen Selbstständigkeit der Kopfsegmente bezeichnen dürfen. Immerhin ist sie von einem gewissen Interesse.

A. Gnathostomata.

Die Metamorphose der freilebenden Copepoden vollzieht sich als ein sehr allmählicher, durch zahlreiche Häutungen vermittelter Uebergang von der Naupliusform zur Gestalt des ausgebildeten Thieres. Immerhin tritt in einem bestimmten Punkt der Entwicklung ein mehr plötzlicher Gestaltwechsel ein, und dieser dient uns zur Trennung der Metamorphose in zwei Unterabtheilungen, von denen die erste die Reihe der Nauplius- und Metanaupliusformen enthält, während die zweite mit einem von der Metamorphose der Cyclopiden entnommenen Namen als die Reihe der cyclops-ähnlichen Larvenformen bezeichnet wird. In der ersteren Reihe zeigen die Naupliusextremitäten noch im Allgemeinen die ursprüngliche Form; es hat sich der Abdominalabschnitt noch nicht scharf abgesetzt, und die Furcalfortsätze sind noch nicht zur Ausbildung gekommen. Die zweite Reihe zeigt diese letzteren Entwicklungsfortschritte, während sich die Antennen und Mundgliedmaassen der definitiven Form nähern.

Die Entwicklung der freilebenden Copepoden ist vor Allem durch Claus (No. 64 und 67) bekannt geworden. Wir legen unserer Darstellung die Metamorphose von Cetochilus zu Grunde, welche von Grobben (No. 73) in eingehender Weise geschildert worden ist. Die freilebenden Copepoden verlassen das Ei in einem ungemein typischen Naupliusstadium (Fig. 288 *A*). Der meist ovale (nur in einzelnen Fällen längliche, quer verbreiterte oder tonnenförmige) Körper zeigt keine Spuren einer äusseren Segmentirung und trägt an seiner Unterseite die mächtig vorgewölbte Oberlippe (*ol*), sowie die drei typisch entwickelten

Naupliusextremitätenpaare (*1*, *2*, *3*). Von diesen ist das vorderste einästig (I. Antenne), das folgende (II. Antenne) zweiästig und mit einem am Protopodit entwickelten Kieferhaken versehen. Die Mandibel entbehrt bei Cetochilus eines solchen Kieferfortsatzes und stellt einen reinen zweiästigen Ruderfuss dar. Die Extremitäten sind an ihren Enden mit langen Borsten besetzt.

Der Darmcanal lässt einen Vorderdarm und einen gestreckt verlaufenden Mitteldarm, sowie einen Enddarmabschnitt unterscheiden. Letzterer ist bei Cetochilus im ersten Naupliusstadium noch als solider Ectodermzapfen entwickelt. Die Afteröffnung ist demnach noch nicht zum Durchbruch gekommen. Das Nervensystem ist noch in allen Theilen mit dem Ectoderm in Zusammenhang. Von Sinnesorganen ist das Naupliusauge entwickelt.

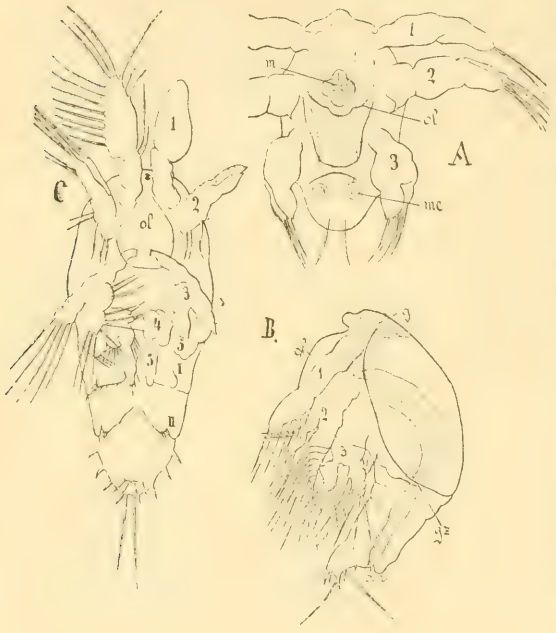


Fig. 288. Larvenstadien von Cetochilus septentrionalis (nach Grobben, aus Lang's Lehrbuch).

A Naupliusstadium, *B* Metanauplius, *C* älterer Metanauplius.

1, *2* erste und zweite Antenne, *3* Mandibel, *4* Maxille, *5*,*5* Exopodit und Endopodit der zweiten Maxille (= erster und zweiter Maxillarfuss), *I*, *II* erstes und zweites Thoraxbeinpaar, *an* Anus, *g* Gehirn, *gz* Genitalzellen, *m* Mund, *me* Urmesodermzellen, *ol* Oberlippe.

Als Excretionsorgan fungirt die wahrscheinlich schon in diesem Stadium entwickelte schleifenförmige Antennendrüse; ausserdem scheinen auch die Zellen des Mitteldarmes excretorische Function übernommen zu haben; wenigstens hat man in gewissen, vorspringenden Zellen der Cyclops-Nauplien Harnconcremente nachgewiesen (Leydig. Vgl. pag. 385, Fig. 266 *dr*).

Der Endabschnitt des Nauplius ist stark ventralwärts eingekrümmt und mit zwei Borsten versehen. Hier findet sich jederseits im Inneren eine grosse Mesodermzelle (*me*), welche von Grobben als Urzellen des Mesoderms in Anspruch genommen werden.

Spätere Naupliusstadien zeichnen sich durch eine gestrecktere Körperform und durch das Auswachsen des hinteren Körperabschnittes aus. Während dieser sich verlängert, grenzt sich das stärker chitinisirte Integument der vorderen Rückenparthie durch Entwicklung einer Integumentfalte an seinen Randparthien als späterer Cephalothoraxschild deutlich ab. Der Enddarm ist nun schon zum Durchbruch gelangt und lässt die deutlich dorsalwärts gelegene Afteröffnung erkennen. Das Gehirn steht hinter dem Naupliusauge mit einer paarigen Ectodermwucherung in Verbindung, in welcher wir die später rudimentär werdende

Anlage eines Seitenauges und Augenganglions (secundäres Gehirn) erkennen. Als Anlage der Geschlechtsorgane ist eine zu beiden Seiten des Darmcanals gelegene, vergrösserte Mesodermzelle zu erkennen (*gz*, in Fig. 288 *B*).

Nun tritt hinter den Mandibeln ein kleiner zweiästiger Fuss, die Anlage der ersten Maxille (*4*) auf. Hiermit tritt die Larve in das erste Metanaupliusstadium (Fig. 288 *B*).

Ein späteres Metanaupliusstadium (Fig. 288 *C*) zeigt uns drei weitere Extremitätenanlagen, nämlich die II. Maxillen (*5*) aus deren beiden Aesten die sog. Maxillarfüsse der Copepoden hervorgehen, und die beiden ersten Thoraxbeinpaare (*I*, *II*). Dies Stadium besitzt noch entschiedenen Naupliushabitus. Der Körper ist zwar in die Länge gewachsen, zeigt aber noch in der Seitenansicht die für die Nauplien charakteristische ventrale Einkrümmung. Das hintere Körperende entbehrt noch der Furcalfortsätze. Die beiden Antennenpaare haben mit Ausnahme der Vermehrung der Borstenzahl gegenüber den früheren Stadien keine wesentlichen Veränderungen erlitten. Noch finden sich die Kieferhaken an dem Basalglied der zweiten Antenne. An der Mandibel (*3*) macht sich die Entwicklung einer mächtigen, von dem Basalglied ausgehenden Kaulade bemerkbar. Die erste Maxille (*4*) stellt eine kleine gelappte Platte dar, während an der zweiten Maxille (*5*) die Trennung des Exopodits (sog. vorderer od. äusserer Maxillarfuss) von dem Endopoditen (sog. hinterer oder innerer Maxillarfuss) bereits vorbereitet wird. Die Anlagen der beiden vorderen Thoracalfusspaare stellen in zwei Aeste gespaltene Wülste dar (*I*, *II*). Auf dies Stadium folgen mehrere Häutungen, durch welche die Körpergestaltung der Larve keine wesentlichen Veränderungen erfährt mit der einzigen Ausnahme, dass sich hinter dem zweiten Thoraxsegmente die Anlage eines dritten bemerkbar macht. Die Reihe dieser Stadien erfährt ihren Abschluss durch eine Häutung, durch welche die Larve in die Reihe der cyclopsähnlichen Stadien übergeführt wird.

Das erste dieser Stadien, welches wir nach der für die Copepoden-Metamorphose acceptirten Terminologie als erstes Cyclopsstadium (richtiger mit Grobben als erstes Cetochilusstadium) bezeichnen müssen, weist wesentliche Gestaltveränderungen auf. Der Körper ist nicht mehr ventralwärts eingebogen, sondern gerade gestreckt. Der hinterste Körperabschnitt hat sich von dem Vorderkörper scharf abgeschnürt, die Furcalanhänge sind zur Entwicklung gekommen. Ausserdem ist die Anlage eines vierten Thoraxsegmentes zur Entwicklung gekommen. Die Extremitäten nähern sich in ihrer Gestalt der des ausgebildeten Thieres, wenngleich sie noch nicht so reich gegliedert erscheinen. Die erste Antenne ist aus der kurzen blattförmigen Gestalt in die eines langgestreckten, cylindrischen, vom Körper seitlich abstehenden, aus zahlreichen Gliedern bestehenden Ruders übergeführt worden. Die zweite Antenne ist ein zweiästiger Fuss geblieben, hat aber ihren Kaufortsatz eingebüsst; an der Mandibel sind die Kauladen stark vergrössert. Die Maxille erscheint vergrössert und reicher gegliedert, die Maxillarfüsse zu grossen Greiffüssen umgewandelt. Die zwei vorderen Thoraxbeinpaare sind als Ruderfüsse mit bereits zweigliedrigem Basalabschnitt, aber noch eingliedrigen Aesten entwickelt; das dritte Thoraxbeinpaar dagegen ist erst in der zweigespaltenen Anlage zu erkennen.

Von den Umwandlungen, welche die inneren Organe in der Reihe der Cyclopsstadien durchmachen, ist die Rückbildung der paarigen Augenanlage

und des secundären Gehirnes zu erwähnen. Jetzt erst werden die zu dem paarigen Frontalorgan ziehenden Nerven deutlich erkennbar. Auch die Antennendrüse wird jetzt rückgebildet. Für sie tritt nunmehr — wie es scheint — vicariirend die an der Basis des vorderen Maxillarfusses ausmündende Schalendrüse in Function. Die Afteröffnung liegt nicht mehr dorsalwärts, sondern rückt an das hintere Körperende zwischen die beiden Furcalfortsätze. An den Genitalorganen ist die Vermehrung der Genitalzellen und die Ausbildung der Ausführungsgänge fortgeschritten. Die paarigen Genitalanlagen treffen nun über dem Darmcanal zusammen und verwachsen zu einer unpaaren Anlage. Das Herz entwickelt sich zwischen dem ersten und zweiten Thoracalsegment aus einer paarigen Anlage von Mesodermzellen.

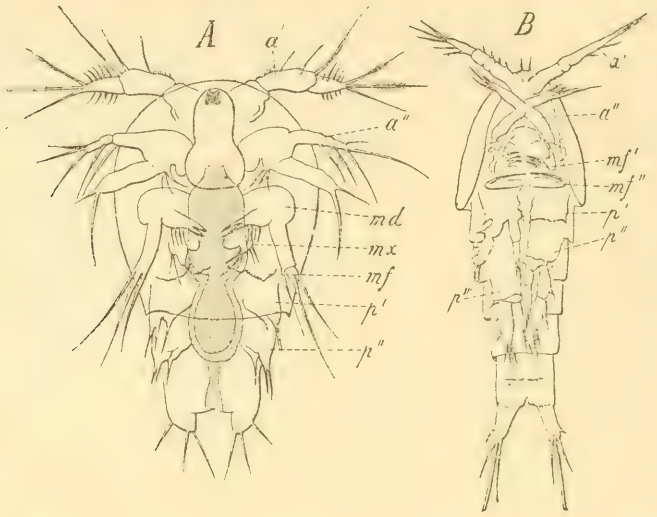


Fig. 289. Zwei Entwicklungsstadien von Canthocamptus staphylinus (nach Claus).

A Metanaupliusstadium, *B* Cyclopsstadium mit drei Ruderfusspaaren.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *mx* Maxille, *mf* zweite Maxille (Anlage der beiden sog. Maxillarfusspaare), *mf'* erster sog. Maxillarfuss, *mf''* zweiter sog. Maxillarfuss, *p' p'' p'''* erstes, zweites, drittes Thoraxbeinpaar.

Im zweiten Cyclopsstadium (vgl. Fig. 289 *B*) tritt zunächst die Extremitätenanlage des vierten Thoraxsegmentes und die Sonderung des fünften Thoraxsegmentes auf. In diesem Stadium finden wir demnach auf den Cephalothorax folgend vier freie Thoraxsegmente und dahinter das noch ungegliederte Abdomen. Von den Thoraxextremitäten sind die drei vorderen Paare wohl entwickelt. Im dritten Cyclopsstadium ist das vierte Thoraxbeinpaar zur vollen Entwicklung gelangt und das erste Abdominalsegment ausgebildet; in den folgenden Cyclopsstadien vollzieht sich sodann die allmähliche Gliederung des Abdomens und die vollständige Ueberführung der Form der Extremitäten in die definitive Gestalt. Ausser der Ausbildung einer reicheren Gliederung ist nach dieser Hinsicht hervorzuheben, dass in den Familien der Cyclopiden und Corycaeiden der (innere) Nebenast der zweiten Antenne schon im ersten Cyclopsstadium verloren gegangen ist, ebenso wie der Mandibulartaster einer Rückbildung anheimfiel.

Wenn die hier als Typus betrachtete Metamorphose der Calaniden (Cetochilus) sich durch die ganz regelmässige Entwicklung der Extremitäten in der Reihenfolge von vorn nach hinten auszeichnete, so ist für die Harpactiden (vgl. Fig. 289) und Cyclopiden von diesem Verhalten insofern eine Ausnahme zu constatiren, als die II. Maxille (*mf*) in den späteren Naupliusstadien sich zwar angelegt, aber in ungemein rudimentärem Zustande vorfindet, so dass die dahinter folgenden beiden Thoraxbeinpaare in der Entwicklung vorauseilen. Wir haben hier eine Parallele zu dem entsprechenden Verhalten der Maxillen bei den Phyllopoden.

B. Parasita.

Die Gruppe der freilebenden Copepoden ist durch zahlreiche Uebergangsformen mit den schmarotzenden Copepoden verbunden, durch welche die verschiedenen Stufen der Umbildung und Rückbildung, denen die Körpergliederung in Folge der parasitischen Lebensweise anheimfällt, markirt werden. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Weibchen entsprechend den Aufgaben, die ihnen in Bezug auf das Fortpflanzungsgeschäft zugewiesen sind, eine stärkere Tendenz aufweisen, sich der parasitischen Lebensweise zu ergeben, und in Folge dessen eine Rückbildung der Bewegungsorgane, ein Verstreichen der Segmentgrenzen und eine Deformirung der Körpergestalt zu erfahren. So findet man schon in der Gruppe der Sapphirinen die Weibchen in der Athemhöhle von Salpen oder in der Glockenhöhle von Diphyes festsitzend, während die Männchen stets nur frei umherschwärmend angetroffen werden. In excessiver Weise findet sich diess Verhalten bei den Lernäen (Fig. 291 *A*, *B*), deren Metamorphose mit einem cyclops-ähnlichen, freischwärmenden Stadium abschliesst, in dem die Begattung sich vollzieht, worauf die Weibchen sich an einem Wirth (Gadiden) festsetzen und eine sehr starke Deformirung des Körpers erleiden (Fig. 291 *C*, *D*). In dieser Gruppe bildet sich demnach ein Heteromorphismus der Geschlechter in der Weise heraus, dass die Männchen sich von der Körpergliederung späterer Cyclopsstadien nur wenig entfernen, während das Weibchen stark parasitär umgebildet wird. Aehnlich verhält es sich bei den Philichthyden und Chondracanthiden. In einer anderen Formenreihe dagegen entfernt sich auch das Männchen durch secundär eintretende Umwandlungen von der cyclops-ähnlichen Gestalt der späteren Larvenstadien. Während bei den Caligiden und Dichelestiiden die beiden Geschlechter in der Körpergestaltung und Grössenentwicklung nicht auffallend differiren, kommt es bei den Lernäopoden (vgl. Fig. 292, *D* und *E*) auf einem anderen Wege, als bei den Lernäen zu einer heteromorphen Ausbildung der beiden Geschlechter, indem das Männchen sich an der in Folge des Parasitismus auftretenden Rückbildung der Körpergliederung betheiligt, aber eine Hemmung in seinem Körperwachsthum erfährt, so dass es dem enorm vergrösserten Weibchen gegenüber als „Zwergmännchen" erscheint. Diese Art der heteromorphen Ausbildung der beiden Geschlechter muss als eine durch die parasitäre Lebensweise ermöglichte excessive Anpassung an die verschiedenen Aufgaben im Bereiche der geschlechtlichen Functionen betrachtet werden.

Wir können die parasitären Formen von der Gestalt der freilebenden ableiten, indem wir uns vorstellen, dass letztere in Folge der parasitären Lebensweise gewisse Umwandlungen erfahren hat. Es wird demnach die

Metamorphose der parasitischen Copepoden sich in der Weise gestalten, dass zunächst durch Metanauplius- und Cyclopsstadien ein an die Körpergestaltung der freilebenden Formen sich anschliessendes Stadium erreicht wird, worauf durch eine Reihe weiterer Stadien die parasitären Umformungen erreicht werden. Es hat also die Metamorphose im Bereiche der parasitären Copepoden durch Hinzufügung der schmarotzenden Endstadien eine Verlängerung erfahren. Dementsprechend erscheinen jedoch die beiden ersten Formenreihen abgekürzt. Vielfach kommen die Larven der parasitischen Copepoden nicht in der Naupliusform, sondern in einem vorgerückten Metanaupliusstadium oder Cyclopsstadium aus dem Ei (vgl. pag. 348 Fig. 250; Chondracanthus, Tracheliastes, Achtheres, Anchorella, Brachiella etc.). Andererseits wird die Metamorphose durch Unterdrückung der späteren Cyclopsstadien abgekürzt, indem in den Fällen hochgradiger parasitärer Rückbildung schon das erste Cyclopsstadium direct in die parasitären Formen übergeführt wird (Chondracanthus, Lernäopoden).

Ein weiterer Unterschied der Metamorphose der parasitischen Copepoden gegenüber den freilebenden ergiebt sich aus dem Umstande, dass auch im Bereiche der Larvenformen die sedentäre Lebensweise (an den Kiemen eines Wirthes) acceptirt wird und dass es dementsprechend zu einer Ausbildung geeigneter Haftapparate (das Stirnband der Larven bei Caligiden, Lernäen und Lernäopoden) und zur Entwicklung ruhender Stadien mit reducirten Gliedmaassen (sog. Puppen) kommt.

Es würde zu weit führen, im Folgenden eine vollständige Aufzählung der sehr zerstreuten Angaben über einzelne Larvenformen der parasitischen Copepoden zu geben, um so mehr, da die Angaben über die Entwicklung dieser Formen vielfach noch sehr lückenhaft sind. Es muss genügen, einzelne wichtigere Formen herauszugreifen, an denen eine genauere Kenntniss der Metamorphose erreicht wurde. Wir werden hiebei zunächst jene Familien, in denen die Larven des larvalen Haftapparates (Stirnband) anscheinend entbehren, von denen zu trennen haben, bei welchen ein solches Organ beobachtet ist.

Während in jenen Familien, welche im ausgebildeten Zustande die Körpergliederung der freilebenden Copepoden mehr oder weniger beibehalten, z. B. den Corycäiden und den unter die Gnathostomata zu rechnenden Notodelphyiden, auch die Metamorphose nicht wesentlich von der oben geschilderten der freilebenden Formen verschieden zu sein scheint, finden wir bei den Chondracanthiden die oben erwähnte Abkürzung der Metamorphose. Die jungen aus dem Ei kommenden Larven von Chondracanthus gibbosus zeigen hinter den Naupliusbeinpaaren bereits die Anlage zweier weiterer Extremitätenpaare, müssen daher als Metanauplien bezeichnet werden (Claus No. 71). Die jüngsten parasitischen Weibchen stehen im Wesentlichen auf der Entwicklungsstufe des ersten Cyclopsstadiums. Von den vier deutlich gesonderten Thoracalsegmenten tragen nur die beiden vordersten zweilappige, der Borsten entbehrende Extremitätenanlagen. Der hinterste Körperabschnitt (Abdomen) ist klein und in zwei Abschnitte getheilt. Auf dieses erste folgen keine späteren Cyclopsstadien, sondern während das kleine Männchen zeitlebens auf der Gliederungsstufe dieses Stadiums stehen bleibt, erleiden die Weibchen eine secundäre Umbildung, indem das dritte und vierte Thoraxsegment zu einem umfangreichen Leibesabschnitt auswachsen. Nun erleidet der so vergrösserte Thoracalabschnitt eine äusserst merkwürdige Umgestaltung, indem an den einzelnen Thoraxsegmenten (mit Ausnahme des

ersten) als secundäre Ausstülpungen dorsale und ventrale Erweiterungen und seitliche Zipfel angelegt werden.

Ziemlich ähnlich liegen die Verhältnisse in der Familie der Philichthyden. Hier ist die aus dem Ei schlüpfende Larvenform für die Gattung Lernaeascus ein mit viel Dottermaterial ausgestatteter Nauplius, dessen II. Antennen der Kieferhaken entbehren und an welchem man ebensowenig wie an dem Metanauplius von Chondracanthus einen Haftapparat (Stirnband) bemerken kann. Die parasitären Formen gehen von einem Cyclopsstadium aus, welches eine deutliche Segmentirung an Thorax und Abdomen erkennen lässt, aber nur an den beiden vorderen Thoraxsegmenten eine wohlentwickelte Ruderfussanlage aufweist, während das dritte Thoraxsegment nur ein Extremitäten-Rudiment besitzt. Die Männchen bleiben in einer dieser Entwicklungsstufe ähnlichen Gestalt erhalten, während die Weibchen unter Streckung des Thoracalabschnittes und eigenthümlicher Entwicklung asymmetrisch angeordneter Chitinschuppenreihen parasitär umgebildet werden (Claus No. 69).

Während bei den soeben besprochenen Familien die aufsteigende Reihe der Larvenformen über das erste Cyclopsstadium nicht erheblich hinausgeht, werden bei den Dichelestiinen, deren Körper im ausgebildeten Zustande sich durch eine weniger weitgehende Reduction auszeichnet, auch noch die späteren Cyclopsstadien durchlaufen. Die dem Ei entschlüpfenden Jungen sind echte Nauplien. Ein Stirnband scheint den Larven dieser Gruppe zu fehlen (?).

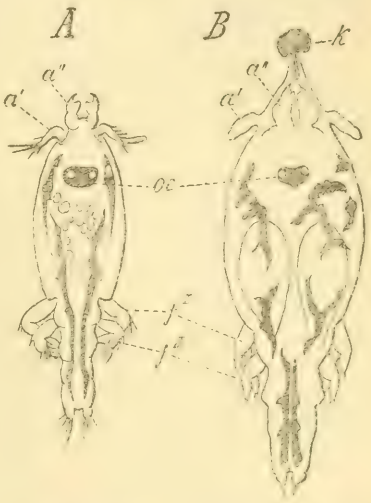


Fig. 290. Zwei Larvenstadien von Lernaea branchialis (nach Claus).

A erstes Cyclopsstadium, *B* sog. Puppenstadium.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *f* erstes und *f''* zweites Thoraxbeinpaar, *k* Klebemasse, *oc* Auge.

Dagegen kommt ein derartiger Anheftungsapparat den Larven der Caligiden zu, welche in den jüngeren Stadien auffallend den Cyclopsstadien (Puppen) von Lernaea gleichen (Claus No. 70, vgl. unten). Die späteren, im Habitus schon mehr der ausgebildeten Form ähnlichen, aber noch durch den Besitz des Stirnbandes ausgezeichneten Larven wurden von Burmeister als Chalimus beschrieben. Dagegen wurde später durch F. Müller die schon von Kröyer vermuthete Zugehörigkeit dieser Formen in den Entwicklungskreis von Caligus nachgewiesen.

Sehr interessante Verhältnisse sowohl durch den Parasitismus der Larvenformen als durch die erst nach erfolgter Begattung eintretende Deformirung am Körper des Weibchens bietet die Familie der Lernäen dar, deren Metamorphose für Lernaea branchialis durch Metzger und Claus (No. 70) bekannt geworden ist. Wahrscheinlich sind die aus den Eiern entschlüpfenden Larven hier denen von Achtheres ähnliche Nauplien, unter deren Cuticula bereits die Körpergliederung des ersten Cyclopsstadiums angelegt erscheint. In diese Stadien würde eine Periode freien Umherschwärmens und des Aufsuchens des ersten Trägers (Platessa flesus) fallen. Die jüngsten an den Kiemen befestigten Formen zeigten noch durchaus die Gliederung des ersten

Cyclopsstadiums (Fig. 290 *A*). Sie entsprechen der gleichen Entwicklungsstufe von Achtheres. Auf den Cephalothoraxabschnitt folgen drei freie Thoraxsegmente und ein hinterer ungegliederter Körperabschnitt, welcher die Furcalfortsätze trägt. Zwei Paare deutlich entwickelter Ruderbeine (f^{I}, f^{II}) am Cephalothorax und am ersten freien Thoraxsegmente, sowie ein stummelförmiges drittes Paar (am zweiten freien Thoraxsegmente) sind zu erkennen. Die Mundtheile zeigen bereits den echten Siphonostomentypus. Oberlippe und Unterlippe (Paragnathen?) sind zur Bildung einer Saugröhre verschmolzen, in deren Inneres die stiletförmigen Mandibeln aufgenommen sind, während die tasterähnlichen, zugespitzten Maxillen zu den Seiten befestigt sind. Die ersten Antennen (a') sind mit Sinnesborsten besetzt, die zweiten Antennen (a'') sowie die vorderen Maxillarfüsse zu Klammerhaken umgestaltet. Die hinteren Maxillarfüsse sind völlig rückgebildet, was einen Unterschied gegenüber der Larve von Achtheres darstellt.

Die späteren unter mehrfachen Häutungen aus einander hervorgehenden Cyclopsstadien (Fig. 290 *B*) zeigen eine entschiedene Anpassung an die parasitäre Lebensweise. Eine dem Stirnband der Caliguslarven vergleichbare, von der Stirne ausgehende erhärtende Secretmasse (k) vermittelt die Befestigung an die Kiemen des Wirthes, und dieser dauernden Fixirung entspricht die Rückbildung der Locomotionsorgane. Fast sämmtliche Gliedmaassen, vor allem die Ruderfüsse (f^{I}, f^{II}) erscheinen nun als ungegliederte, des Borstenbesatzes entbehrende, unbewegliche Stummel. Man hat daher diese einer selbstständigen Beweglichkeit entbehrenden Stadien wohl auch als Puppen bezeichnet. In diesem Zustande werden die noch fehlenden hinteren Körperringe und Extremitätenpaare ausgebildet. Wir unterscheiden ein Stadium mit drei Ruderfusspaaren und vier freien Thoraxsegmenten, in welchem am Körper der männlichen Formen der bisher unterdrückte, hintere Maxillarfuss deutlich wird, dann ein ferneres Stadium mit vier Ruderfusspaaren; letzteres Stadium führt durch eine weitere Häutung zu dem Freiwerden des frei umherschwärmenden Begattungsstadiums (Fig. 291 *A* und *B*). Der Körper zeigt, wenn wir von der mangelhaften Gliederung des Abdomens absehen, im Uebrigen die volle Körperentwicklung der freilebenden Copepoden. Die ersten Antennen (a') sind nun gegliedert, mit Borsten und Sinnesfäden besetzt, die vier Ruderfusspaare (f^{I}—f^{IV}) mit ihrem Borstenbesatz zu kräftiger Schwimmbewegung geeignet, während im Bau der zweiten Antenne (a'') und der Mundtheile der Siphonostomentypus ausgeprägt ist. Die weibliche Form (Fig. 291 *B*) unterscheidet sich durch eine auffallende Verlängerung des Genitalsegmentes, wodurch das ganze Abdomen als ein wurmförmig gestreckter Anhang erscheint. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind noch nicht zur Production befruchtungsfähiger Eier genügend entwickelt; dagegen hat das Receptaculum seminis mit den beiden die Samenmasse aus den Spermatophoren aufnehmenden Poren (g) seine volle Ausbildung erlangt. Dies freischwärmende, der Begattung gewidmete, cyclopsähnliche Stadium ist das letzte Lebensstadium des Männchens, während die begatteten Weibchen einen neuen Wirth (aus der Familie der Gadiden) aufsuchen, an welchem sie eine bedeutende Umgestaltung (Fig. 291 *C* und *D*) des Körpers durchmachen. Das zur Entwicklung der Eier vergrösserte Genitalsegment stellt nun einen doppelt gekrümmten, mächtigen Körperabschnitt dar, welchem das kleine Abdomen mit den Furcalstummeln als zipfelförmiger Abschnitt aufsitzt. Das Kopfbruststück wird durch Ausbildung dreier, als Widerhaken fungirender Hörner umgebildet, welche an ihrer Spitze gabelartige Auswüchse treiben. Die Gliedmaassen bleiben bei dieser Umwandlung sämmtlich erhalten, erfahren jedoch durch starke Chitinisirung eine gewisse Umbildung.

Hier schliesst sich in Bezug auf ihre Metamorphose die merkwürdige, in der Bruthöhle von Amphithoë schmarotzende Sphaeronella Leuckartii an. Bei dieser Form fand Salensky (No. 80) ein auf das erste (freischwimmende) Cyclopsstadium folgendes äusserst rückgebildetes Puppenstadium, an dessen sackförmigem Körper weder Gliederung noch Gliedmaassen zu erkennen waren, und welches mittelst eines larvalen Haftapparates an den Epimeralplatten des Wirthes befestigt war. Letzteres führte durch allmähliche Uebergangsstadien zur ausgebildeten Form über.

Am genauesten ist die Metamorphose der Lernäopodiden durch Kollar (No. 77), v. Nordmann (No. 79), Claus (No. 66), Vejdowsky (No. 81) u. A. bekannt geworden. Sie scheint für die verschiedenen Formen sehr übereinstimmend zu verlaufen, so dass wir Achtheres nach der Schilderung von Claus als Typus herausgreifen können. Die aus dem Ei schlüpfenden Jungen (Fig. 292 *A*) gleichen vollkommen einem mittelst seiner beiden vorderen Extremitätenpaare (erste und zweite Antenne) schwerfällig umherschwimmenden Nauplius. Eine genauere Untersuchung lässt jedoch erkennen, dass der unter der Nauplius-Cuticula versteckte Körper bereits die Organisation des ersten Cyclopsstadiums aufweist. Es liegen nicht bloss die Mundtheile, sondern auch zwei Paare von Schwimmfüssen (p^1, p^2) unter der Naupliushaut versteckt. Die Mandibeln (*md*) und ersten Maxillen (*mx*) liegen als kleine Stummel zu den Seiten der in die Bildung des späteren Rostrum eingehenden Mundkappe (Oberlippe).

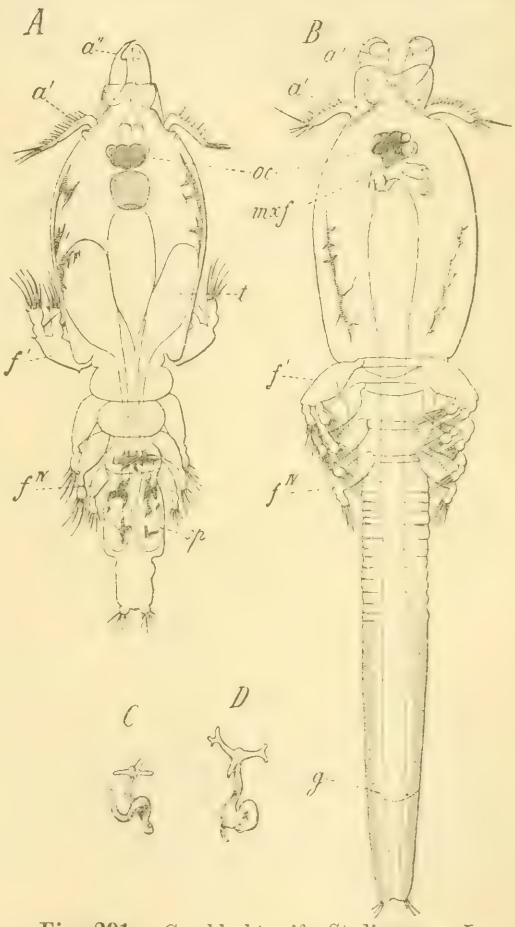


Fig. 291. Geschlechtsreife Stadien von Lernaea branchialis (nach Claus).

A Männchen, *B* Weibchen im Begattungsstadium, *C* und *D* spätere, parasitisch umgebildete Zustände der Weibchen, bei schwächerer Vergrösserung.

a' erste, a'' zweite Antenne, f^I—f^{IV} erstes bis viertes Thoraxbeinpaar, *g* Begattungsporus, *mxf* Maxillarfuss, *oc* Auge, *sp* Spermatophorensack, *t* Hoden.

Von Interesse ist die Lagerung der beiden Maxillarfusspaare (pm^1. pm^2), insofern aus derselben auf das Deutlichste hervorgeht, dass beide als Exopodit und Endopodit einer und derselben Gliedmaasse (zweite Maxille) angehören. Ausserdem erkennt man den späteren Anheftungsapparat in der Form eines von einem stark lichtbrechenden Stirnzapfen (*z*) ausgehen-

den, spiralig eingerollten Fadens, welcher mit einer kugeligen Anschwellung endigt. Claus hält den homogen erscheinenden Faden für eine mit zähflüssigem Secret erfüllte Röhre und erblickt in demselben den Ausführungsgang einer eine Kittsubstanz absondernden Drüsenmasse. Dies erste Stadium, durch welches die Naupliusreihe repräsentirt erscheint, häutet sich schon nach wenigen Stunden, und die nun folgende Larve steht auf der Stufe des ersten Cyclopsstadiums (Fig. 292 *B*). Wir erkennen einen langgestreckten Cephalothoraxabschnitt, auf welchen drei freie Thoraxsegmente und ein ungegliederter Abdomialabschnitt folgen. Der Thoraxabschnitt lässt zwei Paare wohlentwickelter Ruderfüsse (p^1, p^2) und ein drittes rudimentäres Paar (p^3)

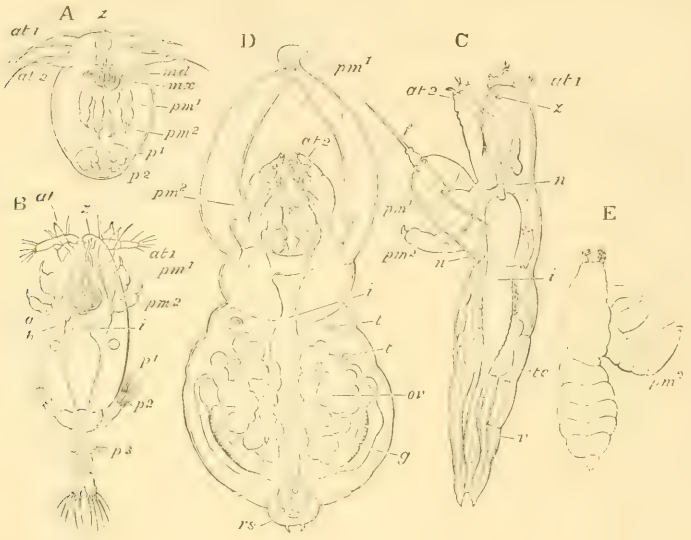


Fig. 292. Metamorphose von Achtheres percarum (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).

A sog. Naupliusstadium, *B* erstes Cyclopsstadium, *C* älteres Stadium der männlichen Larve, *D* geschlechtsreifes Weibchen, *E* geschlechtsreifes Männchen.

at^1, at^2 erstes, zweites Antennenpaar, *md* Mandibel, *mx* Maxille, pm^1, pm^2 erstes, zweites Maxillarfusspaar, p^1, p^2 erstes, zweites Ruderfusspaar, *z* Stirnzapfen, *i* Darmcanal, *o* Naupliusauge, *b* drüsiger Körper, *t* Tastorgan, *ov* Ovarium, *f* aus den verwachsenen Kieferfüssen hervorgegangene Borste, *g* Kittdrüse, *rs* Receptaculum seminis, *n* Nervensystem, *te* Hoden, *v* Vas deferens.

erkennen. Die ersten Antennen (at^1) sind cylindrische, dreigliedrige, mit Borsten besetzte Anhänge. Die zweiten Antennen sind noch zweiästig (at^2), aber schon zu Klammerorganen der Larve umgebildet, insofern der längere Ast mit einem klauenförmig gebogenen Haken endigt, während der kürzere Ast mit Papillen besetzt ist. Die Oberlippe hat sich mit einer rinnenförmig ausgehöhlten (aus den Paragnathen hervorgegangenen?) Unterlippe zur Bildung eines kegelförmigen Saugrüssels vereinigt, an dessen Aussenseite die kurzen, in einen zapfenförmigen Fortsatz auslaufenden, den Uebergang von den kauenden Kiefern der Cyclopiden zu den stechenden Stileten der Parasiten darstellenden Mandibeln und die tasterförmigen ersten Maxillen sich vorfinden. Es folgen nun die beiden zu Klammerhaken umgewandelten Maxillarfusspaare (pm^1, pm^2), von denen die äusseren bereits eine mehr

nach vorn gerückte, die inneren eine hintere Lage einnehmen. Von inneren Organen ist der Darmcanal, das weit nach hinten gerückte Naupliusauge und zwei zu den Seiten desselben gelegene (*b*) bohnenförmige Körper (Drüsen?) zu erkennen.

Es ist wahrscheinlich, dass die Larven nach kurzem Umherschwärmen schon in diesem Stadium an der Schleimhaut der Gaumenfläche des Barsches (v. Nordmann) sich festsetzen. Das eigenthümliche Haftorgan scheint jedoch erst nach einer weiteren Häutung frei zu werden und zur Anwendung zu kommen. In diesen und den durch weitere Häutungen wahrscheinlich nun folgenden festsitzenden Stadien dürften die Mandibeln in das Innere des Saugrüssels hineinrücken, während wahrscheinlich eine Reduction des Borstenbesatzes der Schwimmfusspaare eintritt. Diese Stadien kamen jedoch nicht zur Beobachtung, sondern erst ein etwas späteres, welches sich in seinem Bau schon beträchtlich der ausgebildeten Form von Achtheres nähert (Fig. 292 *C*). Die Körpergestalt ist annähernd wurmförmig geworden, indem sich das erste Thoraxsegment vom Kopf abgetrennt und mit den vier dahinter gelegenen Abschnitten zur Bildung eines sackförmig gestalteten Körpertheiles vereinigt hat, an dessen Ende die zipfelförmigen Furcalanhänge zu erkennen sind. Antennen und Mundtheile gleichen schon im Wesentlichen den entsprechenden Theilen des ausgebildeten Thieres. Das an der Stirne befestigte Haftorgan ist bis auf ein Rudiment seines basalen Abschnittes (*z*) verschwunden, dagegen ist an den äusseren (vorderen) Maxillarfüssen (pm^1) ein neues provisorisches Haftorgan in Gestalt eines ganz ähnlichen Fadens (*f*) entstanden, welcher von der Spitze der an ihren Enden mit einander verwachsenen äusseren Kieferfüsse ausgeht. Es ist von Interesse, dass man an diesem Stadium bereits den Beginn der sexuellen Differenzirung bemerken kann. Kleinere Exemplare (die jugendlichen Männchen) zeigen auffallend kräftige äussere Maxillarfüsse (pm^1), welche nur durch den Ansatz des Haftfadens mit einander vereinigt sind und einen kräftigen Endhaken tragen. Wenn mit der nachfolgenden Häutung der Haftfaden abgestossen wird, so gehen aus denselben die mit einander nicht verwachsenen, als Klammerhaken fungirenden, vorderen Maxillarfüsse der Männchen (Fig. 292 *E*) hervor. Die hinteren Maxillarfüsse (pm^2) sind ziemlich gross und tragen einen kleinen Klammerhaken. In der weiblichen Form dagegen sind die vorderen Maxillarfüsse (pm^1) entsprechend dem aus ihnen entstehenden mit einem Saugnapf endenden Doppelarm (Fig. 292 *D*) ziemlich langgestreckt; ebenso sind die hinteren Maxillarfüsse durch ein grösseres hakenförmiges Endglied von denen der männlichen Form unterschieden. Von inneren anatomischen Merkmalen dieser Larvenform sei zunächst erwähnt die Rückbildung des Naupliusauges. Letzteres wird allerdings nicht überall bei den parasitischen Crustaceen rückgebildet. Es erhält sich bei den Pygmäenmännchen der Chondracanthen und Lernäopoden, sowie auch in manchen Fällen im weiblichen Geschlechte (z. B. bei Chondracanthus cornutus). Im hinteren Kopfabschnitte unserer Larve finden sich zu den Seiten des Darmes zwei Paare aus den oben erwähnten bohnenförmigen Körpern hervorgegangener Drüsen, deren Ausführungsgänge an der Basis der Maxillarfüsse münden und welche ein zähes, erstarrendes Secret absondern. Zwischen diesen Drüsenkörpern bemerkt man ein dorsalwärts gelegenes pulsirendes Organ, welches wahrscheinlich ebenso wie ein ähnliches von Vejdovsky bei Tracheliastes und von Hesse bei Lernäenlarven gesehenes ein kurzes sackförmiges Herz darstellt. Die Anlage der Geschlechtsorgane ist bereits deutlich zu erkennen. Mit der nächsten Häutung tritt der Körper in das Stadium der geschlechtlichen Ausbildung über. Das Männchen nimmt nun nicht mehr an Grösse zu, während der hintere Körperabschnitt des Weibchens eine ausserordentliche Vergrösserung erleidet.

C. Branchiura.

Die Branchiura (Argulus) werden gewöhnlich im Anschlusse an Claus (No. 68) in die nähere Verwandtschaft der Copepoden gestellt. Letztere Auffassung ist besonders durch die Aehnlichkeit der Ruderfüsse sowie durch den durch Claus genauer bekannt gewordenen Bau der Mundtheile begründet. Letztere erinnern thatsächlich sehr an die bei den parasitischen Copepoden (Siphonostomen) vorliegenden Verhältnisse. Wir unterscheiden hakenförmige Mandibeln und stiletförmige Maxillen, welche in das Innere eines aus Oberlippe und Unterlippe unter Vermittlung einer seitlichen, der Mandibel zuzurechnenden Parthie gebildeten Rüssels aufgenommen erscheinen und zwei dahinter folgende, als Klammerorgane dienende Maxillarfusspaare. Die Deutung der letzteren als selbstständig gewordene Aeste der zweiten Maxille, welche eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der Copepoden begründen würde, wird besonders durch die Lage der Ausmündung der von Claus entdeckten Schalendrüse bekräftigt, welche dem basalen Theile des zweiten Maxillarfusspaares angehört. Immerhin zeigt Argulus im Baue seiner Geschlechtsorgane, sowie in anderen Organisationsverhältnissen beträchtliche Eigenthümlichkeiten, und nähert sich durch den Besitz paariger beweglicher Seitenaugen, sowie verästelter Leberschläuche den Phyllopoden, so dass wir in den Branchiuren wahrscheinlich einen von den gemeinsamen Copepodenahnen frühzeitig selbstständig gewordenen Seitenzweig zu betrachten haben.

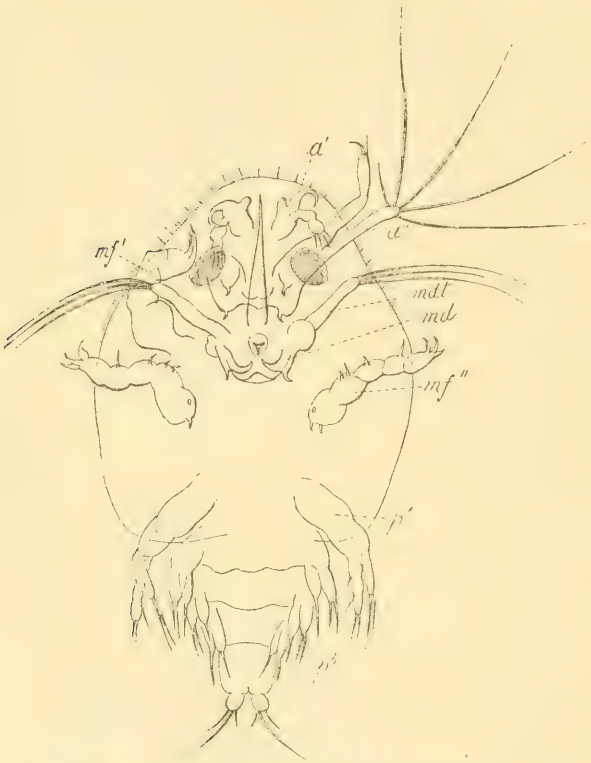


Fig. 293. Eben ausgeschlüpfte Larve von Argulus foliaceus (nach Claus).
a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *mdt* Mandibulartaster, *mf'* erster, *mf''* zweiter Maxillarfuss, p^1-p^4 erstes bis viertes Ruderfusspaar.

Die dotterreichen Eier, in denen der Keimstreif eine ventralwärts eingekrümmte Lagerung gewinnt, werden von den Weibchen in Reihen an Steinen etc. angeklebt. Die ausschlüpfenden Jungen, deren Meta-

morphose durch Claus genauer bekannt geworden ist, nähern sich in der Gestalt schon sehr dem ausgebildeten Thiere (Fig. 293) und besitzen bereits die gleiche Körpergliederung, sowie (wenn wir von dem Mangel der Maxillen absehen) die gleiche Extremitätenzahl.

Der schildförmige vorderste Körperabschnitt (Cephalothorax) vereinigt die Kopfsegmente und das vorderste ein Ruderfusspaar tragende Beinsegment. Es folgen hierauf drei je ein Ruderfusspaar tragende freie Thoraxsegmente, denen ein ungegliedertes Abdomen mit (bei den Jungen) terminalen Furcalanhängen folgt. Bei dem ausgebildeten Thiere erscheinen die letzteren dorsalwärts emporgerückt. Ausserdem unterscheiden sich die Jungen von dem erwachsenen Thiere durch die geringe Ausdehnung des Cephalothoraxschildes (Fig. 293), welcher die freien Thoraxsegmente dorsalwärts noch nicht überdeckt. Im Uebrigen bezieht sich die Metamorphose hauptsächlich auf Umgestaltungen der einzelnen Beinpaare. An den eben ausgeschlüpften Jungen erscheint die erste Antenne (a') kurz, dreigliedrig, mit einem grossen Hakenanhang des Basalgliedes. Die zweite Antenne (a'') ist bedeutend grösser und zweiästig, indem ein mit Klammerhaken endender Endopodit und ein beborsteter Exopodit zu unterscheiden sind. An der Mandibel (md) ist ein in das Innere des Rüssels aufgenommener Basalabschnitt (Kaulade), ein die Seitenwand des Rüssels bildender, mittlerer Abschnitt, und ein nach aussen frei vorstehender, beborsteter, langer Tasteranhang zu erkennen. Dieser bildet mit dem Aussenast der zweiten Antenne und dem vordersten Ruderfusspaar die wichtigsten Locomotionsorgane der Larve. Von der stiletförmigen, in das Innere des Rüssels aufgenommenen Maxille war an der Larve keine Spur zu erkennen. Die beiden Maxillarfusspaare (mf', mf'') sind mit Haken endende Klammerorgane. Von den vier Ruderfusspaaren (p^1—p^4) ist nur das vorderste frei und beweglich und in seiner Gestalt einem zweiästigen Copepodenfusse ziemlich ähnlich. Die zweiästigen Anlagen der drei hinteren Ruderfusspaare sind noch ungegliedert und unbeweglich.

Während der durch mehrfache Häutungen vermittelten Metamorphose verstärken sich die basalen Hakenfortsätze der beiden Antennenpaare, während der Exopodit der zweiten Antenne, ebenso wie der Taster der Mandibel verschwinden, und der Endopodit der zweiten Antenne unter Verlust der Endhaken in einen einfachen Tastanhang umgewandelt wird. An dem ersten Maxillarfusspaar kommt die mächtige Saugscheibe zur Entwicklung. Die Ruderfüsse werden als beborstete, zweiästige den Beinen der Copepoden ähnliche Gliedmaassen ausgebildet. Bald legt sich an den beiden vorderen Paaren derselben der als Flagellum bezeichnete, innere Nebenast an, während an den beiden hinteren Paaren die sexuellen Differenzen sich bemerkbar machen, indem beim Männchen charakteristische Umbildungen des Protopodits zu erkennen sind.

7. Allgemeines über Körpergliederung und Metamorphose der Malacostraken.

Der Körper der Malakostraken besteht aus drei primären Regionen von bestimmter, in sämmtlichen Unterabtheilungen übereinstimmender Segmentzahl. Während die vorderste oder **cephalische Region**, welcher fünf Gliedmaassenpaare (die beiden Fühler- und die drei Kieferpaare) zukommen, — von seltenen Ausnahmen abgesehen — keine Spur einer Trennung der einzelnen Segmente erkennen lässt, und die dahinter

folgende, aus acht Gliedmaassen tragenden Segmenten bestehende thoracale Region bei mehr oder weniger deutlicher Abgrenzung eine verminderte Beweglichkeit der einzelnen Körpersegmente aufweist, hat die aus sechs mit Gliedmaassen versehenen Segmenten und dem Endstück (Telson) bestehende abdominale Region die volle Beweglichkeit der einzelnen Segmente in der Regel bewahrt, was mit der Ausbildung des hinteren Körperendes zu einer für die Steuerung und Locomotion des Körpers wichtigen Ruderflosse in Zusammenhang steht.

Der in dem dorsalen Theil verstärkte cuticulare Panzer des Kopfabschnittes (Rückenschild) geht an seinen seitlichen und dem hinteren Rande in eine Hautfalte über, welche sich nach hinten über die Thoraxregion hinüberschiebt und so einen Theil oder sämmtliche Thoraxsegmente von der dorsalen Seite bedeckt. Nur selten erhalten sich die von dem Rückenschilde überdeckten Thoraxsegmente unter demselben einigermassen selbstständig (Stomatopoden [Fig. 318, pag. 483], einige Schizopoden, Nebalia); in den meisten Fällen gehen sie in ihrem dorsalen Antheile eine innige Verwachsung mit der darüberliegenden Integumentfalte des Rückenschildes ein. Hierdurch ist die Vereinigung des cephalischen und thoracalen Abschnittes zu einer gemeinsamen Körperregion (Cephalothorax) gegeben. Dagegen hat in einer bestimmten Formenreihe der Malacostraken die Randfalte des Rückenschildes eine Rückbildung erlitten (Arthrostraken); hier geht meist bloss das vorderste Thoraxsegment eine innige Verwachsung mit dem cephalischen Abschnitte ein, wodurch der kurze Cephalothorax dieser Gruppe gebildet erscheint, während nach hinten sieben freie und bewegliche Thoraxsegmente folgen.

Die eben erwähnte Verwischung der Grenze zwischen cephalischer und thoracaler Region macht sich auch in dem Verhalten der Gliedmaassen geltend. Nur in seltenen Fällen (Nebalia, Euphausiden) weisen sämmtliche acht Thoraxbeinpaare einen ziemlich übereinstimmenden Bau auf. Meist treten ein oder mehrere Paare des vordersten Thoraxabschnittes in nähere Beziehung zum Munde und erscheinen zum Zweck der Kaufunction umgestaltet. Diese werden dann als Maxillarfüsse oder Kieferfüsse unterschieden, während die dahinter folgenden, der Locomotion dienenden Thoraxextremitäten in vielen Gruppen als Gangbeine bezeichnet zu werden pflegen. Während bei den Arthrostraken nur das vorderste Thoraxbeinpaar als Maxillarfuss umgebildet erscheint, weisen die Decapoden drei Maxillarfusspaare auf und sind in der Gruppe der Stomatopoden sogar die fünf vordersten Thoraxbeinpaare zu Maxillarfüssen umgebildet.

Als Grundform des Malacostrakenbeines dürfen wir die an den Thoraxbeinen der Schizopoden erhaltene Form des zweiästigen Ruderfusses mit basalem Epipodialanhang annehmen, welche sich vielleicht — wie nach der Gestaltung der Thoraxbeine von Nebalia (vgl. Fig. 268 *B*, pag. 388) sich vermuthen lässt — aus einer mehr lamellösen, phyllopodenbeinähnlichen Form hervorentwickelt hat. Ein zweigliedriger Protopodit geht in einen fünfgliedrigen Endopoditen über, während der häufig einer Rückbildung anheimfallende Exopodit (Geisselast) öfters eine grössere Zahl dicht gedrängter und beborsteter Glieder aufweist.

Wenn wir die Metamorphose der meisten Entomostraken (vor Allem der Phyllopoden) mit der der Malacostraken vergleichen (vgl. oben pag. 387), so finden wir in ersterer Gruppe einen mehr allmählichen, durch zahlreiche Häutungen vermittelten Uebergang von der Nauplusform zur ausgebildeten Form, während bei den Malacostraken die

Metamorphose dadurch eine höhere Ausbildung erhalten hat, dass die einzelnen Stadien zum Theil schärfer von einander getrennt erscheinen und dass sich Larvenstadien einschieben, welche nicht auf dem directen Wege des Ueberganges von der Jugendform zur ausgebildeten Form gelegen sind, sondern welche durch Entwicklung secundärer Eigenthümlichkeiten eine gewisse Selbstständigkeit gewinnen und erst durch weitere, wichtige Umformungen zur ausgebildeten Gestaltung überführen. Es steht demnach die Metamorphose der niederen Crustaceen zu derjenigen der Malacostraken in einem ähnlichen Verhältnisse, wie die der Insecten mit unvollkommener Verwandlung zu der der höheren Insecten mit vollkommener Verwandlung (vgl. unten den Abschnitt: Metamorphose der Insecten). Als solche — wenn wir so sagen dürfen — neu eingeschobene Glieder des Entwicklungsganges sind vor Allem zu nennen: die Zoëa der Decapoden und die zoëaähnlichen Entwicklungsstadien der Schizopoden (Calyptopis) und der Stomatopoden, welche bei bereits vollständig entwickelter Zahl der Körpersegmente durch den rudimentären Zustand einer mittleren Leibesregion ausgezeichnet sind. Es erscheinen hier nämlich die fünf (beziehungsweise 6 oder 7) hinteren Thoraxsegmente in der Entwicklung ungemein zurückgeblieben und ohne oder mit völlig rudimentären Gliedmaassenanlagen, während die Segmente des Abdomens bereits mächtig entwickelt sind. Es ist die Zoëaform offenbar eine durch eminente Anpassung an die pelagische Lebensweise secundär veränderte Larvenform. Es mag unter diesem Gesichtspunkte als zweckmässig erscheinen, dass durch längere Zeit dem Körper eine gedrungenere Gestalt erhalten blieb, dass die wichtigsten Locomotionsorgane (Maxillarfüsse und z. Th. Antennen) in einer vorderen Körperregion entwickelt wurden und dass ein hinterer ungemein beweglicher Körperabschnitt (Abdomen) als Ruder und Steuer zu frühzeitiger Entwicklung kam. Hiedurch erscheint der rudimentäre Zustand einer mittleren Körperregion einigermassen erklärt.

Von besonderem Interesse für die Auffassung der Zoëa als einer secundär in den Entwicklungskreis eingeschobenen Larvenform, welche eine gewisse selbstständige Geltung und Bedeutung für sich in Anspruch nahm, erscheinen die Verhältnisse der Entwicklung des Herzens. Mit Rücksicht auf das Verhalten des Herzens bei Nebalia und den Schizopoden würden wir bei den Larvenformen der Decapoden eher eine gestreckte, röhrenförmige Herzform erwarten. Ebenso würden wir voraussetzen dürfen, dass die drei dem Decapodenherzen zukommenden Spaltenpaare bereits am Zoëaherzen vorzufinden seien. Dies ist aber nicht der Fall. Das Herz der Zoëa ist von kurzer sackförmiger Gestalt und erinnert einigermassen an das Copepodenherz. Es weist nur zwei seitliche Spaltenpaare auf (in einzelnen Fällen [Penaeus, Euphausia] nur eines). Die fehlenden Ostien werden erst später angelegt. Es ergiebt sich hieraus deutlich, dass das Herz eine secundäre, den Bedürfnissen des Zoëaleibes entsprechende Modification eingegangen ist. Die Entwicklung des Herzens wurde mit Rücksicht auf die Organisationsverhältnisse des Zoëastadiums gefälscht.

An der vollständigen Entwicklungsreihe der Decapoden, welche aber nur in den wenigsten Fällen in dieser Ausdehnung eingehalten wird, lassen sich folgende, meist durch mehrfache Häutungen aus einander hervorgehende Larvenstadien unterscheiden:

1. Das Naupliusstadium (vgl. unten pag. 455, Fig. 299 *A*). Im Bau mit dem Nauplius der Entomostraken sehr übereinstimmend

und durch den Besitz der drei typischen Extremitätenpaare ausgezeichnet, von denen das vordere (I. Antenne) einfach, die beiden hinteren Paare (II. Antenne, Mandibel) zweiästig erscheinen. Ein freies Naupliusstadium findet sich bei Penaeus und unter den Schizopoden bei Euphausia.

2. Das Metanaupliusstadium (vgl. unten pag. 445 Fig. 295 und pag. 442 Fig. 294 *A*), welches in der Körperform sich noch völlig an das vorhergehende Stadium anschliesst, aber hinter den etwas nach vorne gerückten Naupliusextremitäten noch die Anlage von vier (bei Euphausia nur drei) weiteren Extremitätenpaaren aufweist. Eine seitlich und hinten sich erhebende Hautfalte ist die erste Anlage des Rückenschildes. Das hintere Körperende ist durch zwei kurze beborstete Höcker (Furcalfortsätze) gekennzeichnet. Das Metanaupliusstadium ist der Ausgangspunkt der Metamorphose von Lucifer.

3. Das Protozoëastadium (vgl. pag. 446 Fig. 296 *A*, *D*, pag. 451 Fig. 298 *A*.) Die im Metanauplius neu angelegten Gliedmaassenpaare (I. und II. Maxille, I. und II. Maxillarfusspaar) sind zur vollen Entwicklung gekommen. Der vordere Körperabschnitt ist von dem Cephalothoraxschilde bedeckt, nach hinten geht der Körper in eine schmälere Region über, welche die Anlage des Thorax und Abdomens vereinigt und in seiner vorderen Parthie auch schon eine Segmentirung erkennen lässt, während der hintere (abdominale) Abschnitt noch nicht vollständig segmentirt erscheint. Die Antennen haben noch Naupliuscharakter und fungiren noch als Ruder. Als solche dienen auch die zweiästigen Maxillarfüsse. Die Mandibel hat sich stark verändert; ihr Basalglied ist als Kaulade erhalten, während ihr distaler Abschnitt (Taster) verloren gegangen ist. Das Protozoëastadium tritt in der Metamorphose der Penaeiden und Sergestiden auf. Es zeichnet sich durch den Besitz deutlicher Furcalfortsätze aus. In einzelnen Fällen (Sergestes) kann auch bereits das dritte Maxillarfusspaar zur Entwicklung kommen.

4. Das Zoëastadium (vgl. pag. 446 Fig. 296 *E*, pag. 456 Fig. 300 *C*, pag. 459 Fig. 301 und pag. 476 Fig. 313.) In allen wichtigen Charakteren mit dem vorhergehenden Stadium übereinstimmend, von welchem es sich durch die deutliche Segmentirung des hintersten, abdominalen Abschnittes unterscheidet. Allerdings bleibt das sechste Abdominalsegment häufig noch lange Zeit mit dem Telson vereinigt. Die Extremitäten des Zoëastadiums sind dieselben, wie im vorhergehenden Stadium. Bei den ursprünglicheren Decapoden fungiren auch die Antennen als Ruder, während diese Gliedmaassen an den Zoëen der Brachyuren ganz in den Hintergrund treten und die Locomotion ausschliesslich durch die beiden zweiästigen Maxillarfusspaare in Gemeinschaft mit dem beweglichen Abdomen ausgeübt wird. Vielfach (Macruren) ist auch das III. Maxillarfusspaar bereits in Function getreten. Die dahinter folgenden Thoraxbeinpaare können als sackförmige, ungegliederte, an den Körper angedrückte Anlagen vorhanden sein, treten jedoch an der Zoëa niemals in Function. Die Pleopoden fehlen noch vollständig mit Ausnahme des sechsten Pleopodenpaares (Uropoden), welches in einzelnen Fällen schon im Zoëastadium zur Entwicklung kommt. Man hat früher zur Charakterisirung des Zoëastadiums auf die vom Cephalothorax abgehenden Stachelfortsätze, welche den Brachyurenzoëen typisch zukommen, übergrosses Gewicht gelegt. Ein wichtiges Charakteristicum dieses Stadiums dagegen ist, dass die Segmente der hinteren Thoraxregion (vom III. Maxillarfusspaar angefangen) meist nur in rudimentärem

Zustande vorhanden und oft gar nicht deutlich zu erkennen sind, während die Abdominalsegmente durch ihre Grösse und deutliche Abgrenzung hervortreten. Das Zoëastadium bezeichnet für viele Decapoden den Anfang der Metamorphose. Das Protozoëa- und Zoëastadium sind dem Metanauplius gegenüber durch die allmähliche Entwicklung des paarigen, gestielten Auges charakterisirt, welches — wie bei Branchipus —, anfänglich in der Form seitlicher Vorwölbungen des Kopfabschnittes angelegt (vgl. die Zoëa von Lucifer pag. 446 Fig. 296 *E*), erst allmählich die Entwicklung abgegliederter Augenstiele erkennen lässt.

5. Das Mysisstadium (vgl. pag. 448 Fig. 297 *A*, und pag. 456 Fig. 300 *D*) und Metazoëastadium (vgl. pag. 473 Fig. 310 *B*). Durch die Entwicklung der hinter dem III. Maxillarfusspaare folgenden Thoraxextremitäten geht die Zoëa in das Mysis- oder Schizopodenstadium über. Diese nun in Function tretenden Gliedmaassen erscheinen in Uebereinstimmung mit den Maxillarfüssen als zweiästige beborstete Ruderfüsse, welche nun mit letzteren die Locomotion übernehmen und an die Schizopodenbeine erinnern. In diesem Stadium kommen die Pleopoden zur Entwicklung.

Bei Brachyuren und Anomuren erscheint der Entwicklungsgang insofern vereinfacht, als die schon im Zoëastadium vorhandenen, schlauchförmigen Anlagen der Gangbeine niemals schizopodenbeinähnlich werden, sondern direct in die definitive Form übergehen. Es unterbleibt hier die Ausbildung eines Exopoditen an diesen Extremitätenanlagen. Es resultirt hieraus, dass in diesen Gruppen auf das Zoëastadium ein im Habitus der Zoëa noch sehr ähnliches Stadium folgt, welches die Anlagen der fünf Gangbeinpaare schon in ziemlicher Entwicklung, aber noch an den Körper angedrückt erkennen lässt. Dies Stadium, welches bei den Anomuren und Brachyuren das Mysisstadium ersetzt, hat Claus (No. 7) als Metazoëa bezeichnet.

6. Endstadien der Metamorphose. Sie unterscheiden sich nur mehr in unwichtigeren Merkmalen von der ausgebildeten Form, zu welcher sie den Uebergang vermitteln. Durch den Verlust der Exopoditen an den Thoraxbeinen und unter Vergrösserung des Abdomens geht bei den Sergestiden aus dem Mysisstadium das Mastigopusstadium (pag. 448 Fig. 297 *C*) hervor. Bei den Penaeiden und Carididen bezeichnet man das entsprechende Stadium als erstes Garneelstadium. Die Endstadien der Anomuren- und Brachyurenmetamorphose werden als Megalopa (pag. 480 Fig. 316 *A* und *B*) bezeichnet, wobei zu erwähnen ist, dass die Umwandlung dieses Stadiums in die ausgebildete Form bei den Brachyuren unter beträchtlicheren Veränderungen erfolgt, als bei den Anomuren, weil letztere zeitlebens auf einer dem Megalopastadium näheren Entwicklungsstufe verbleiben.

Ueberblicken wir die geschilderte Serie der Larvenstadien, so sehen wir, dass die Reihenfolge der Entwicklung der Segmente und Extremitäten von vorne nach hinten im Allgemeinen eingehalten wird. Nur im Einzelnen ergeben sich gewisse, charakteristische Abweichungen. So erscheint die Entwicklung der Thoraxsegmente im Zoëastadium meist gegenüber derjenigen der Abdominalsegmente unterdrückt, und unter den Extremitäten macht das sechste Pleopodenpaar durch sein frühzeitiges Auftreten eine Ausnahme. Wir haben diese Abweichungen von der Regel als aus einer Anpassung der Larvenstadien an die pelagische Lebensweise hervorgegangen ableiten können.

Nur in ganz wenigen Fällen wird die ganze, oben geschilderte Entwicklungsreihe bei den Decapoden frei durchlaufen. Penaeus und Lucifer können nach dieser Hinsicht als Beispiel dienen. Meist erfolgt eine mehr oder minder weitgehende Abkürzung der Metamorphose, indem die Anfangsstadien derselben in das Embryonalleben einbezogen erscheinen. So schlüpfen beispielsweise die Sergestiden im Protozoëastadium, die meisten Carididen im Zoëastadium, die marinen Astaciden im Mysisstadium aus dem Ei. Die weitestgehende Abkürzung der Metamorphose findet sich bei manchen im Süsswasser und auf dem Lande lebenden Formen (Astacus, Telphusa, Gecarcinus).

In anderer Weise wird eine Abkürzung der Metamorphose erzielt durch die Tendenz, die Charaktere der einzelnen Entwicklungsstufen zu verwischen. So werden wir sehen, dass bei den Carididen das Zoëastadium dadurch abgeändert erscheint, dass es gewisse Merkmale des Mysisstadiums anticipirt. In ähnlicher Weise ist das vollständige Schwinden des Mysisstadiums in der Brachyuren- und Anomurenmetamorphose zu erklären.

Die oben geschilderte Entwicklungsreihe bezieht sich auf die Decapoden; doch schliessen sich die Verhältnisse der Schizopoden (Euphausiden) und der Stomatopoden nahe an dieselbe an. Wir könnten die Calyptopisstadien der Euphausiden direct als Protozoëa- und Zoëastadien in Anspruch nehmen, wenn sie sich nicht durch den Mangel des zweiten Kieferfusspaares von diesen letzteren entfernten. In der Stomatopodenmetamorphose sehen wir andererseits durch eine ganz ähnliche Unterdrückung der Thoraxsegmente und der zugehörigen Extremitäten, wie bei der Decapodenzoëa, Larvenformen zu Stande kommen, welche direct als Pseudozoëa der Stomatopoden bezeichnet worden sind.

Dagegen zeigt eine zweite Formenreihe der Malacostraken, welche die Cumaceen und Arthrostraken umfasst, im Anschlusse an die dort vorherrschende Brutpflege ein ganz allgemeines Schwinden der Metamorphose. Die Verhältnisse schliessen sich bei diesen Gruppen diesbezüglich an die der Mysideen und Leptostraken an. Immerhin werden wir in dem verspäteten Auftreten des letzten Thoraxbeinpaares bei den Isopoden einen letzten Rest jener Entwicklungsrichtung erblicken dürfen, welche bei den Decapoden zur Ausbildung des Zoëastadiums geführt hat.

8. Leptostraken.

Die Leptostraken (Nebalia) entbehren, gleich den Mysideen, frei schwimmender Larvenstadien. Wenn die Jungen den als Brutraum benützten, inneren Schalenraum der Mutter verlassen, so zeigen sie sich nach Metschnikoff (No. 82) im Wesentlichen in der definitiven fertigen Gestalt. Die Metamorphose ist demnach hier, ähnlich wie bei den Mysideen, Cumaceen und vielen Arthrostraken, auf jene Stadien beschränkt, welche noch im Brutraum gelegen sind, aber schon die Eihaut gesprengt haben. In Bezug auf das Hervorsprossen der einzelnen Gliedmaassen wird die Reihenfolge von vorne nach hinten eingehalten. Es schliessen sich die Leptostraken hinsichtlich dieser Verhältnisse und durch den Mangel eines deutlich ausgesprochenen Zoëastadiums mehr an die Phyllopoden an. Zunächst werden die drei Gliedmaassenpaare des Nauplius angelegt. Es folgt hierauf ein Stadium, welches dieselben in weiterer Entwicklung und dahinter vier weitere Beinpaare (zwei Maxillenpaare und die zwei vordersten Thoraxbeinpaare) erkennen lässt.

Dieses Stadium würde somit nach der Zahl der vorhandenen Gliedmaassenanlagen eine gewisse Uebereinstimmung mit der Zoëaform aufweisen. Ein weiteres Stadium lässt die Anlage eines dritten Thoraxbeinpaares erkennen. Der Embryo liegt im Ei in der Weise gekrümmt, dass die Ventralfläche des nach vorne eingeschlagenen Schwanzabschnittes der Ventralfläche des vorderen Körperabschnittes anliegt. Nun wird die Eihülle gesprengt und die frei werdende, aber noch von der Larvencuticula umhüllte Larve, welche bereits die Anlagen sämmtlicher Thoraxbeinpaare aufweist, nimmt nicht nur eine gestreckte, sondern sogar etwas dorsalwärts eingekrümmte Haltung an. Es wiederholt sich also bei Nebalia hinsichtlich der Lagerungsverhältnisse der Körperabschnitte dieselbe Aenderung, welche wir (pag. 353 u. 354) bei Mysis eintreten sahen, nur mit dem Unterschiede, dass dort der Riss der Eihaut und die Streckung des Körpers bereits im Naupliusstadium, hier dagegen in einem späteren Stadium stattfindet. Nun werden allmählich die Pleopoden in der Reihenfolge von vorne nach hinten angelegt, der Körper nähert sich der ausgebildeten Form, und das Junge schwärmt aus dem Brutraum aus (Metschnikoff No. 82).

9. Schizopoden.

In der Gruppe der Schizopoden hat die Familie der Euphausiidae eine durch zahlreiche Häutungen vermittelte sehr ursprüngliche Art der Metamorphose bewahrt, während die Mysideen in einer dem ausgebildeten Thier sehr ähnlichen Form die Naupliuscuticula abstreifen, die Bruttasche der Mutter verlassen und frei umherschwimmen (vgl. oben pag. 353).

Die verschiedenen Larvenstadien der Euphausiidae, von denen sich keines vollständig auf die Protozoëa und Zoëa der Decapoden zurückführen lässt, wurden von Dana als eigene Gattungen unter den Namen Calyptopis, Furcilia und Cyrtopia beschrieben. Erst Claus (No. 91) wies die Zugehörigkeit dieser Formen in den Entwicklungskreis der Euphausiidae nach. Die jüngsten Stadien wurden durch Metschnikoff (No. 93 und 94) bekannt, welchem der wichtige Nachweis zu verdanken ist, dass die Euphausialarven als echte Nauplien das Ei verlassen. Die wichtigsten Momente der Entwicklung der späteren Stadien wurden hauptsächlich von Claus (No. 91 und 8) für Euphausia festgestellt. Neuerdings wurde der Gang der Entwicklung für verschiedene Formen ausführlicher von G. O. Sars (No. 95), sowie Brook und Hoyle (No. 90) geschildert.

Der aus dem Ei schlüpfende Nauplius von Euphausia zeigt einen ovalen, unsegmentirten, der Schalenduplicatur noch entbehrenden Körper, an dessen vorderer Hälfte die drei Paare von Naupliusextremitäten in der typischen Form entwickelt sind. Das vorderste Paar der letzteren ist einästig, die beiden hinteren Paare sind zweiästig. Die distalen Enden sind mit Ruderborsten besetzt, eine Gliederung der Extremitäten in gesonderte Ringel ist noch nicht deutlich zu bemerken. Im Uebrigen ist an dem Körper des Nauplius nur die sehr kleine Mundöffnung zu erkennen.

Spätere Stadien (Fig. 294 *A*) zeichnen sich durch die Entwicklung von drei weiteren Gliedmaassenanlagen (zwei Maxillenpaare [*4*, *5*] und das erste Maxillarfusspaar [*1*]) aus und müssen deshalb schon als Metanauplius in Anspruch genommen werden. Die drei vorderen Gliedmaassenpaare (*1*, *2*, *3*) haben noch den Charakter des Naupliusstadiums bewahrt. Wir bemerken die Anlage des Naupliusauges, der Oberlippe (*o*).

der paarigen Paragnathen (*u*) und einer Schildduplicatur, welche die seitlichen Theile der hinteren Extremitätenanlagen überdeckt. Das hintere Körperende ist hinter der nun deutlich werdenden Afteröffnung in zwei rundliche, borstenrandige Furcalfortsätze verlängert. Spätere Metanauplius-stadien zeigen eine Veränderung des dritten Extremitätenpaares, welches die Form eines Ruderfusses vollständig aufgegeben hat und zu einer Kaulade (Mandibel) mit ganz rudimentärem Tasteranhang umgebildet ist. Die Schildduplicatur hat sich nun auch im vorderen Körperabschnitte

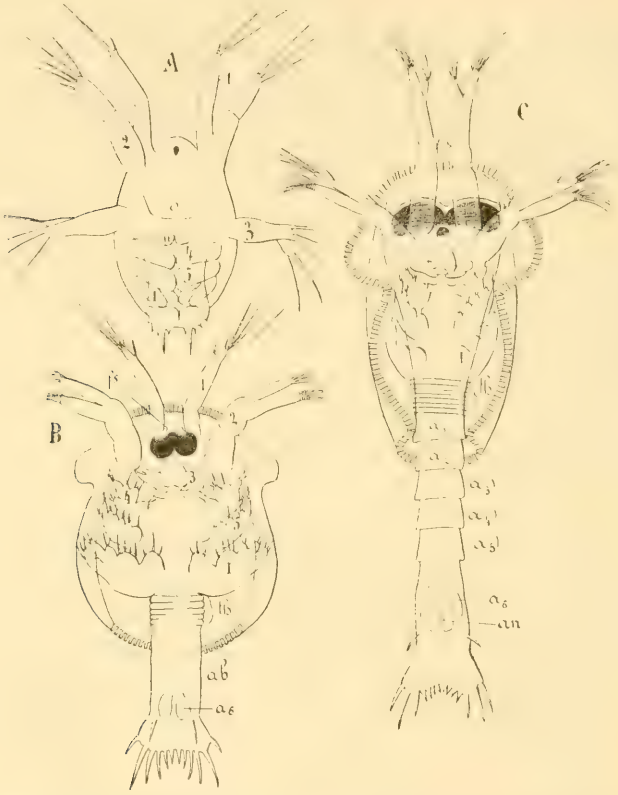


Fig. 294. Drei Entwicklungsstadien von Euphausia (aus Lang's Lehrbuch). *A* Metanauplius (nach Metschnikoff), *B* Calyptopisstadium (nach Claus), *C* älteres Calyptopisstadium (nach Claus).

1, *2* erste und zweite Antenne, *3* Mandibel, *4*, *5* erste und zweite Maxille, *I* erstes Maxillarfusspaar, *ab* Abdomen, (a_1)—(a_5) erstes bis fünftes Abdominalsegment, a_6 sechstes Pleopodenpaar, *an* After, *fs* frontales Sinnesorgan, *o* Oberlippe, *u* Paragnathen, *th* Thoracalsegmente.

entwickelt, so dass sie auch den Kopftheil der Larve rings umsäumt (vgl. die späteren Stadien Fig. 294 *B* und *C*). An den hinteren Gliedmaassen macht sich die erste Andeutung der Lappenbildung bemerkbar, während neben dem Nauplíusauge das so verbreitete, paarige Frontalorgan (*fs*) zur Entwicklung gekommen ist.

Aus dem Metanauplius geht durch weitere Häutungen die Reihe der Calyptopisstadien (Fig. 294 *B* und *C*) hervor, welche durch die

Entwicklung der sechs vordersten Extremitätenpaare und durch die Ausbildung eines längeren hinteren Körperabschnittes (Thoracoabdominaltheil) charakterisirt sind. Die beiden Antennenpaare haben noch im Wesentlichen die Naupliuscharaktere bewahrt, wenngleich sich an ihnen jetzt eine reichere Gliederung bemerkbar macht. Die ersten Antennen zeigen nun einen aus drei Gliedern bestehenden Schaft, an dessen Ende zwei kurze Fortsätze (die Anlagen der späteren Geisseln) sich inseriren. Die zweiten Antennen lassen an dem beborsteten Ende des Exopoditen einen deutlichen Zerfall in dicht gedrängte Ringel erkennen. Die Maxillenpaare (*4*, *5*) und der erste Maxillarfuss (*1*) stellen eine vielfach gelappte Anlage dar, die in ihrer Form eine ziemliche Uebereinstimmung mit den Phyllopodenbeinen aufweist. Die erste Maxille (*4*) lässt ausser den zwei Kauladen und dem Endopoditen noch einen kurzen beborsteten Stummel (Exopoditen), der Anlage der späteren Fächerplatte erkennen. An der zweiten Maxille (*5*) ist der Exopodit in völlig rudimentärem Zustande vorhanden, während an der Innenseite des Protopoditen vier Kaufortsätze zur Entwicklung gekommen sind. Der erste Kieferfuss (*1*) trägt (besonders deutlich bei Nyctiphanes) den Charakter eines zweiästigen Ruderfusses. An der weiter hinten folgenden Basis des thoracoabdominalen Abschnittes erkennt man bereits deutlich die dichtgedrängten Anlagen der weiter folgenden Thoraxsegmente (Fig. 294 *B*, *th*), während der abdominale Abschnitt (*ab*) noch ungegliedert erscheint. Das hinterste Ende desselben ist bereits zur Bildung der Mittelplatte des Schwanzfächers umgestaltet und an seinem hinteren Rande mit starken Dornen besetzt. Ebenso sind vor der Afteröffnung die Seitenglieder des Schwanzfächers (sechstes Pleopodenpaar [a_6]) in der ersten Anlage zu erkennen. Die den vorderen Theil des Körpers bedeckende Manteldupliatur hat eine stärkere Entwicklung erfahren. Bei Euphausia ist sie durch den Besitz eines an der Rückenseite vom hinteren Rande entspringenden unpaaren Stachelfortsatzes, durch die zierliche Zähnelung der Ränder und durch eine an den Seiten erkennbare Einbiegung ausgezeichnet, welche an den Schalenausschnitt der Cypridinen und Halocypriden erinnert. Bei anderen Gattungen (Nyctiphanes) entbehrt die Schale des Rückenstachels, sowie der Randfransen und weist nur eine ganz undeutliche seitliche Einbuchtung auf. Von inneren Organen sind die nun allmählich sich entwickelnden paarigen Augenanlagen, die Leberausstülpungen des Darmcanals, sowie das mit einem venösen Spaltenpaar versehene, kurze, sackförmige Herz, das sich in ein wohlentwickeltes Arteriensystem fortsetzt, zu erwähnen.

Spätere Calyptopisstadien (Fig. 294 *C*) unterscheiden sich von den eben beschriebenen durch die deutlichere Ausbildung der noch immer unter dem Rückenpanzer verborgenen paarigen Augenanlagen und durch die vollzählige Segmentirung des Körpers. Es ist nicht nur die Region des Mittelleibes (Thorax *th*) in sieben — wenngleich kurze — Segmente zerfallen, sondern auch das Abdomen erscheint vollständig [(a_1)—(a_6)] segmentirt. Im letzten Stadium dieser Reihe ist auch schon das sechste Pleopodenpaar (a_6) als frei vorragende Seitengliedmaasse des Schwanzfächers ausgebildet.

Wenn wir die Reihe der Calyptopisstadien mit den übrigen Malacostrakenlarven vergleichen, so müssen wir die jüngeren Calyptopisformen der Protozoëa, die späteren der Zoëaform gleichstellen. Sie unterscheiden sich von diesen durch den Mangel des zweiten Kieferfusspaares, welches noch nicht zur Entwicklung gekommen ist.

Die späteren, als Furcilia bezeichneten Stadien charakterisiren sich vor Allem durch die vollständige Entwicklung des nun schon beweglichen Stielauges, welches von nun an nicht mehr von einer Fortsetzung des Rückenschildes überdeckt ist, sondern aus einem Einschnitt im Rande des letzteren frei vorragt. Dementsprechend wird auch die zwischen den Augen befindliche Parthie des Kopfschildes allmählich zur Bildung einer zu einem Rostrum sich zuspitzenden Frontalplatte umgewandelt. Während die sechs vorderen Extremitätenpaare vorläufig dieselbe Gestalt, wie in den Calyptopisstadien, beibehalten, kommen die noch fehlenden hinteren Anhänge zur Entwicklung, und zwar weist das erste Furciliastadium die Anlage des zweiten Kieferfusspaares und des ersten Abdominalbeinpaares auf. Die Ausbildung der weiteren abdominalen Extremitäten folgt sehr bald nach, während die Anlagen des dritten Maxillarfusses und der Thoraxbeine, sowie der zugehörigen Kiemenknospen mehr allmählich in der Reihenfolge von vorne nach hinten erfolgt. Gleichzeitig kommen bei Euphausia die Anlagen der augenähnlichen Leuchtorgane an der Basis der Extremitäten zur Entwicklung.

Für die Cyrtopiastadien ist vor Allem die Aenderung in der Gestaltung der Antennen charakteristisch, welche von nun an nicht mehr als Ruder verwendet werden und in ihrer Gestalt sich der definitiven Form nähern. Beide Geisseläste der ersten Antenne haben sich erheblich gestreckt und weisen einen Zerfall in zahlreiche Ringel auf. Für die zweite Antenne ist die Umbildung des Endopoditen zur Geissel, des Exopoditen in die Schuppe bemerkbar. Unter Vervollständigung der Zahl der Extremitätenanlagen und Ausbildung der zuletzt angelegten Thoraxbeine geht die Cyrtopialarve allmählich in die ausgebildete Form über.

Die Mysideen zeigen, ähnlich wie Nebalia, nur eine im Brutraum der Mutter ablaufende Metamorphose, indem die aus demselben ausschlüpfenden Jungen bereits die fertige Gestalt der ausgebildeten Form aufweisen. Wir haben schon oben (pag. 354) erwähnt, dass die Eihaut bei Mysis im Nauplius-stadium gesprengt wird. Die nun bloss von der Nauplius-cuticula umhüllte Larve zeigt übrigens im Wesentlichen noch völlig embryonalen Habitus. Sie ist madenförmig, wenig beweglich, die Gliedmaassen entbehren des Borstenbesatzes. Die Larvencuticula, unter welcher die weiteren Extremitätenanlagen zur Ausbildung kommen, ist bei Mysis vulgaris und flexuosa dadurch ausgezeichnet, dass sie an ihrem hinteren Ende in zwei behaarte Furcalfortsätze ausläuft. Von den weiteren nun zur Ausbildung kommenden Gliedmaassen werden die nächsten zehn Paare (zwei Maxillenpaare und acht Thoraxbeinpaare) gleichzeitig angelegt. Von den Pleopoden erscheinen zunächst die in die Bildung des Schwanzfächers eingehenden Anlagen des sechsten Paares (pag. 353, Fig. 254 *E*); die fünf vorderen Paare sprossen erst nach Abstreifung der Nauplius-cuticula hervor (P. J. u. E. van Beneden, Nusbaum).

Die Entwicklung der Lophogastriden scheint mit der der Mysideen vollkommen übereinstimmend abzulaufen. Wenigstens giebt M. Sars die Abbildung eines Entwicklungsstadiums von Lophogaster, welches einem späteren Mysis-Larvenstadium völlig gleicht, nur mit dem Unterschiede, dass hier bereits sämmtliche Pleopodenpaare angelegt erscheinen. Letztere treten daher vielleicht bei Lophogaster etwas früher auf, als bei Mysis.

Im Allgemeinen werden wir die Entwicklung der Mysideen und Lophogastriden gegenüber den Euphausiden als eine wesentlich abgekürzte bezeichnen können. Erstere Gruppen schliessen sich nach dieser Richtung, wie auch hinsichtlich der inneren Entwicklungsvorgänge nahe an die Cumaceen und Arthrostraken an.

10. Decapoden.

A. Sergestiden.

Unter den Decapoden sind die Sergestiden und Penaeiden durch den an ursprüngliche Verhältnisse erinnernden Ablauf ihrer Metamorphose ausgezeichnet, welche mit einem sehr frühen Stadium (Nauplius oder Metanauplius) beginnt und überdies die regelmässige Reihenfolge in der Entstehung der Körpersegmente (in der Richtung von vorne nach hinten) beibehalten hat.

In der Familie der Sergestidae ist die Metamorphose besonders für die Gattung Lucifer genau bekannt geworden. Die Protozoëa dieser Entwicklungsreihe wurde von Dana als Erichthina demissa be-

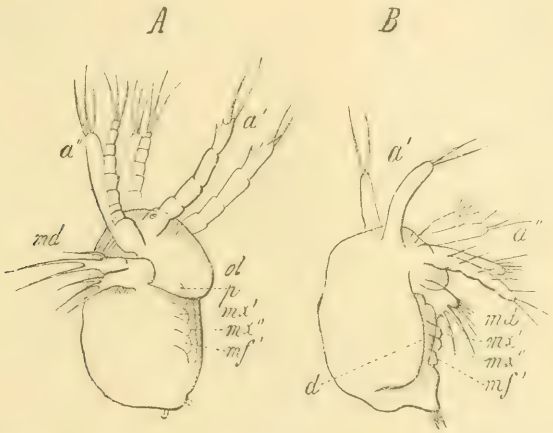


Fig. 295. Zwei Metanaupliusstadien von Lucifer (nach Brooks).
A eben aus dem Ei geschlüpfte Larve, *B* etwas älteres Stadium.
a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *d* Schildduplicatur, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *mf'* erster Maxillarfuss, *ol* Oberlippe, *p* Paragnathen.

schrieben; später fand Claus (No. 8) das dazugehörige Zoëastadium. Erst Willemoes-Suhm (No. 157) stellte die Zugehörigkeit dieser Larven zu Lucifer fest, während Brooks (No. 109) den vollständigen Gang der Metamorphose vom Ausschlüpfen bis zur ausgebildeten Form beobachtete. Seine Beobachtungen stimmen mit den aus dem Challengermaterial durch Spence Bate (No. 100) und Willemoes-Suhm bekannt gewordenen Thatsachen überein.

Das eigentliche Naupliusstadium wird noch im Ei durchlaufen; die jungen Luciferlarven schlüpfen in einem Stadium aus, welches wir als Metanauplius (Fig. 295 *A*) bezeichnen müssen. An dem kurzen, ovalen Körper können wir das Naupliusauge, die stark vorragende Oberlippe (*ol*) und einige, das hintere Körperende bezeichnende, Furcalborsten erkennen. Jede Spur einer Schildduplicatur fehlt noch. An dem vorderen Körperabschnitte inseriren sich die drei Naupliusbeinpaare (*a'*, *a''*, *md*). Von diesen ist das vorderste Paar (*a'*) einästig, aus fünf Gliedern zusammengesetzt und an seinem Ende mit Ruderborsten versehen. Die zweiten Antennen (*a''*) zeigen einen zweigliedrigen Protopoditen und zwei Ruderäste, von denen wir mit Rücksicht auf den Vergleich mit anderen

Formen (im Gegensatze zu Brooks) den mehrfach gegliederten, stärker beborsteten Ast als Aussenast (Exopodit), den einfacheren Ast dagegen als Endopoditen betrachten. Das dritte Extremitätenpaar (Mandibel) erinnert im Bau an das zweite, doch ist es kleiner und weniger gegliedert. Es weist einen ungegliederten Protopoditen, einen eingliedrigen Endopoditen und einen aus drei Gliedern bestehenden Exopoditen auf, welche einige Ruderborsten tragen. Weiter nach hinten folgen vier Paare von Wülsten, welche die Anlagen der beiden Maxillenpaare (*mx'*, *mx''*) und

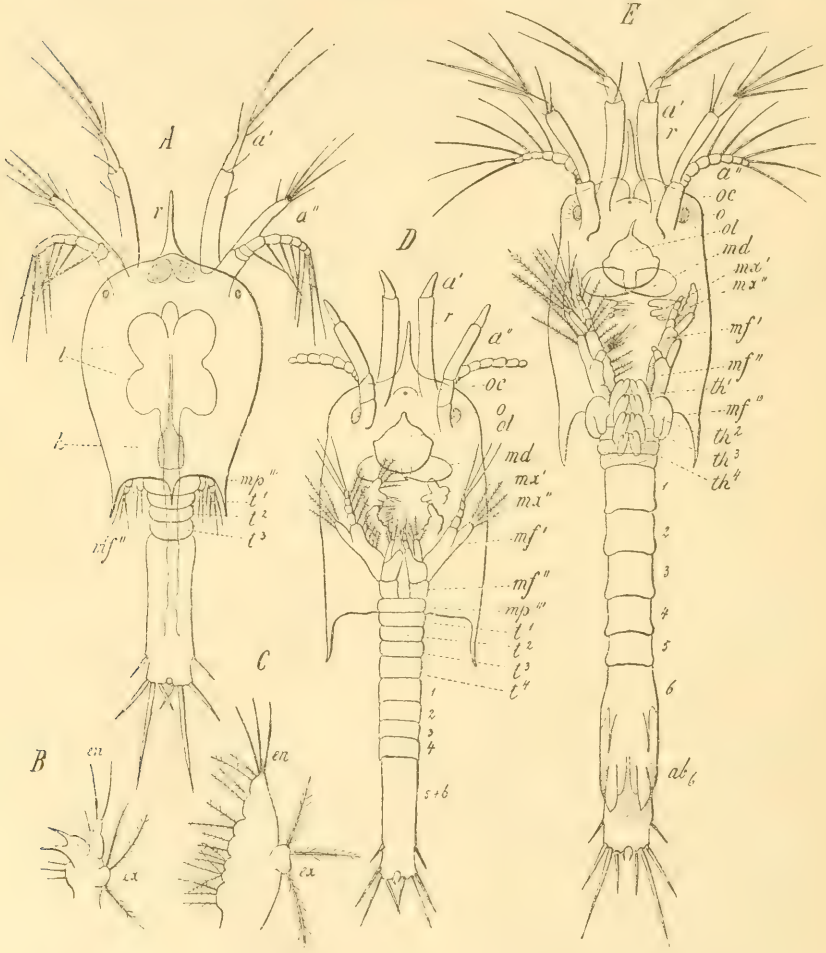


Fig. 296. Protozoëastadien und Zoëa von Lucifer (nach Brooks).

A erstes Protozoëastadium, *B* erste Maxille desselben, *C* zweite Maxille desselben, *D* späteres Protozoëastadium (Erichthina), *E* Zoëastadium.

a^1 erste Antenne, a'' zweite Antenne, ab_6 sechstes Pleopodenpaar (Seitenglieder des Schwanzfächers, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *h* Herz, *l* Leberausstülpungen, *md* Mandibel, *mf'* erster Kieferfuss, *mf''* zweiter Kieferfuss, *mf'''* dritter Kieferfuss, *mp'''* Segment des dritten Kieferfusspaares, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *o* paariges, zusammengesetztes Auge, *oc* Naupliusauge, *ol* Oberlippe, *r* Stirnstachel (Rostrum), th^1, th^2, th^3, th^4 erstes bis viertes Gangbeinpaar in der Anlage, t^1, t^2, t^3, t^4 erstes bis viertes gangbeintragendes Segment. *1*, *2*, *3*, *4—6* erstes bis sechstes Abdominalsegment.

des ersten und zweiten Kieferfusspaares darstellen. Spätere Metanaupliusstadien (Fig. 295 *B*), deren Gliedmaassen eine Art Rückbildung erkennen lassen, zeigen zu den Seiten des Körpers die Anlage einer Schildduplicatur (*d*), und überdies ist an dem Basalglied der Mandibel ein steifer Kaufortsatz zur Entwicklung gekommen.

Die nun folgenden Protozoëaformen (Fig. 296 *A*) zeigen die sieben vorderen Extremitätenpaare, welche für das Zoëastadium charakteristisch sind, vollkommen ausgebildet und functionirend. Der vordere Theil des Körpers ist von einem Rückenschilde bedeckt, welcher vorne über dem Naupliusauge in einen langen Stirnstachel (Rostrum *r*) sich fortsetzt und auch an seinem hinteren Rande einen unpaaren, dorsalen und zwei etwas längere seitliche Stacheln trägt. Der hintere Abschnitt des Körpers ist zu einem umfangreichen Thoracoabdominalabschnitt ausgewachsen, dessen hinterstes Ende sich zur Mittelplatte des Schwanzfächers umbildet und mit kräftigen Stacheln besetzt ist, während an der Basis dieses Körperabschnittes vier weitere Segmente [das des dritten Kieferfusspaares (*mp'''*) und die der drei vordersten Gangbeinpaare (t^1—t^3)] gesondert erscheinen. Von inneren Organen ist die Entwicklung des Herzens (*h*) und der Leberausstülpungen des Darmcanals (*l*) zu erwähnen. Die Antennen des I. Paares (*a'*) bestehen jetzt aus einem langgestreckten Basalglied und einem kurzen, mit Ruderborsten besetzten Endgliede; die des zweiten Paares (*a''*) haben im Wesentlichen dieselbe Gestalt, wie in den vorhergehenden Stadien bewahrt; sie zeigen einen mehrfach gegliederten, mit zahlreichen Ruderborsten besetzten Exopoditen und einen einfacheren Endopoditen und functioniren noch immer als das Hauptlocomotionsorgan der Larve. Die Mandibeln (Fig. 296 *D*, *md*) bestehen nun ausschliesslich aus einer am Innenrande gezähnten Kaulade. Jede Spur des an dieselbe im früheren Stadium sich anschliessenden Tasters ist nun verloren gegangen. Die beiden Maxillenpaare zeigen bereits die definitive Gestaltung vorgebildet. Die des ersten Paares (Fig. 296 *B*) zeigen an der Innenseite des Protopoditen zwei vorspringende Ladenfortsätze, einen kurzen zweigliedrigen Endopoditen und einen stummelförmigen, mit befiederten Borsten besetzten Exopoditen. Die zweite Maxille (Fig. 296 *C*) unterscheidet sich vor Allem durch die grössere Zahl der nach innen gerichteten Ladenfortsätze. Die beiden Kieferfusspaare (Fig. 296 *D*, *mf'*, *mf''*) haben die Gestalt zweiästiger Ruderfüsse mit längerem, aus mehreren Gliedern zusammengesetztem Endopoditen und ungegliedertem kürzeren Exopoditen. In der Maxillarregion ist die Entwicklung einer Schalendrüse zu bemerken.

Spätere Protozoëastadien (Fig. 296 *D*), welche der Dana'schen Erichthina demissa entsprechen, zeichnen sich durch die beginnende Entwicklung der paarigen Augen (*o*), sowie durch die weiter fortgeschrittene Gliederung des Thoracoabdominalabschnittes aus. Es macht sich an den vorderen Parthien des Rückenschildes eine seitliche buckelförmige Vortreibung bemerkbar, in deren Innerem durch eine Pigmentanhäufung die Anlage des paarigen Auges gekennzeichnet ist. Von neuen Segmenten sind am hinteren Körperabschnitte das des vierten Gangbeinpaares (t^4), sowie die vier vorderen Abdominalsegmente (*1*—*4*) aufgetreten. Das letzte Thoraxsegment (das des fünften Gangbeinpaares) kommt bei Lucifer niemals zur gesonderten Entwicklung. Der hinterste Körperabschnitt ist noch nicht in Segmente zerfallen.

Das nächste Stadium (Fig. 296 *E*) zeichnet sich durch die vollständige Gliederung des Abdomens aus und muss demnach als Zoëa

bezeichnet werden. Die vollständig entwickelten Extremitäten sind noch dieselben, wie in den Protozoëastadien; doch sind hinter diesen in dem vorliegenden Stadium die zweiästigen Anlagen des dritten Maxillarfusspaares (mf''') und der vier vorderen Gangbeinpaare (th^1—th^4) als rudi-

Fig. 297. Drei spätere Larvenstadien von Lucifer (nach Brooks).

A jüngeres Mysis- oder Schizopodenstadium, *B* älteres Mysis- oder Schizopodenstadium bei schwächerer Vergrösserung, *C* Mastigopusstadium.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, ab_1—ab_6 erstes bis sechstes Pleopodenpaar, *c* Cephalothoraxschild, *dr* Antennendrüse, *en* Geisselast und *ex* Schuppe der zweiten Antenne, *md* Mandibel, *mf'* erster Maxillarfuss, *mf''* zweiter Maxillarfuss, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *o* zusammengesetztes Auge, *oc* Naupliusauge, *ol* Oberlippe, *r* Stirnstachel, (Rostrum), *1*, *2*, *3*—*6* erstes, zweites, drittes bis sechstes Abdominalsegment.

mentäre Stummel aufgetreten. Ausserdem sind die seitlichen Gliedmaassen (ab_6) des Schwanzfächers (sechstes Pleopodenpaar) nun in der Anlage vorhanden.

Mit der nächsten Häutung erfährt die Larve eine sehr bedeutende Umwandlung ihrer äusseren Gestaltungsverhältnisse. Sie tritt nun in das sog. Mysis- oder Schizopodenstadium (Fig. 297 *A*) ein, welches von Dana unter dem Namen Sceletina armata beschrieben wurde. Die Antennenpaare haben ihre locomotorische Function aufgegeben und wandeln sich nach der Richtung der definitiven Form um, die paarigen Augen (*o*) sind zu beweglichen Stielaugen geworden, neben denen das Naupliusauge (*oc*) noch erhalten ist. Als Locomotionsorgane fungiren sieben Paare zweiästiger Ruderfüsse (nämlich die drei Maxillarfusspaare und die vier vorderen Gangbeinpaare). Die Bewegung der Larve ist von nun an nicht mehr eine hüpfende, wie in den vorhergehenden Stadien, sondern eine gleichmässige, rasche Fortbewegung. Der Rückenschild hat seine Gestalt im Allgemeinen beibehalten, doch haben sich in seiner vorderen Parthie die Stielaugen abgeschnürt. Die jene letzteren aufnehmende Bucht des Schildrandes ist durch die Entwicklung eines Paares seitlicher vorderer Dornen ausgezeichnet, während die Dornen am Hinterrande verschwunden sind. Gegenüber dem in den folgenden Stadien mächtig anwachsenden Abdomen tritt nun der Cephalothoraxschild mehr zurück. An dem Abdomen erkennt man sechs vollkommen getrennte Segmente und den Schwanzfächer, bestehend aus dem Telson (Mittelplatte) und dem mächtig entwickelten sechsten Pleopodenpaare (ab_6).

Die erste Antenne (a') besteht nun aus einem zwei- (später drei-) gliedrigen Schaft und einem als Rudiment des Flagellums aufzufassenden kurzen Endgliede und weist einen reichen Besatz an Fiederborsten auf. Die zweite Antenne (a'') erscheint als eine rudimentäre zweiästige, des Borstenbesatzes fast entbehrende Gliedmaasse. In den späteren Mysisstadien wird der Endopodit in die Geissel, der Exopodit in den Schuppenanhang umgewandelt. Die Mandibeln (*md*) sind einfache Kauladen und entbehren des Tasters. Die Maxillen (mx', mx'') haben im Wesentlichen die gleiche Beschaffenheit wie in den vorhergehenden Stadien beibehalten. Dasselbe ist mit dem ersten Paar von Maxillarfüssen (mf') der Fall, deren Gliederung etwas undeutlicher geworden ist, als in den vorhergehenden Stadien. Die weiter hinten folgenden sechs Ruderfusspaare (II. und III. Maxillarfusspaar und I.—IV. der späteren Gangbeinpaare) sind zweiästig und stimmen unter einander hinsichtlich ihrer Gestalt sehr überein. Sie bestehen aus einem zweigliedrigen Protopoditen, einem längeren viergliedrigen Endopoditen und einem kürzeren, aber in eine grössere Zahl von Ringel undeutlich getheilten Exopoditen. Ein starker Besatz mit Ruderborsten befähigt diese Gliedmaassen zur Ausübung einer kräftigen, locomotorischen Thätigkeit.

Spätere Mysisstadien (Fig. 297 *B*), welche hauptsächlich durch die Gliederung der zweiten Antenne und die mächtige Entwicklung des Abdomens ausgezeichnet sind, weisen an den fünf vorderen Abdominalsegmenten die noch unbehorsteten, knospenförmigen Anlagen der Pleopodenpaare auf.

Der Uebergang von den Mysisstadien zur ausgebildeten Form wird durch das Mastigopusstadium (Fig. 297 *C*) vermittelt, welches in der gestreckten Körpergestalt bereits dem ausgebildeten Lucifer nahe steht, sich von jenem aber durch den Mangel der halsförmigen Verlängerung des Cephalothorax unterscheidet. Dieses Stadium zeichnet sich

durch die Kürze des Flagellums der ersten Antenne aus (*a'*), während der Geisselfortsatz der zweiten Antenne (*en*) sich bedeutend gestreckt hat. Die Mundtheile und die Thoraxbeinpaare haben die Charaktere der ausgebildeten Form erlangt. Die Mandibel entbehrt des Tasters, die ersten Maxillen haben den Exopoditen verloren; letzterer ist an den zweiten Maxillen in eine umfangreiche Fächerplatte umgewandelt. Der erste Maxillarfuss ist in einen kurzen, zweigliedrigen Anhang umgebildet; der II. Maxillarfuss (*mf''*) hat — wie alle übrigen Brustfüsse — den Exopoditen verloren und eine gestreckte, knieförmig eingebogene Gestalt angenommen. Der III. Maxillarfuss und die drei vorderen Gangbeinpaare stellen eine einfache, kurz beborstete Gliederreihe dar. Das vierte Gangbeinpaar ist völlig verschwunden. Das erste Pleopodenpaar (ab_1) zerfällt in einen Basaltheil und einen Endtheil, während die vier folgenden (2.—5.) Pleopodenpaare die gewöhnliche spaltästige Form aufweisen. Das Naupliusauge und die Schalendrüse sind nun verschwunden; dagegen ist die an der Basis der II. Antenne mündende Antennendrüse (*dr*) als ein gewundener Canal zu erkennen.

Die ausgebildete Form ist gegenüber dem Mastigopusstadium durch die Verlängerung der Geissel der I. Antenne, in deren Basalglied das Gehörorgan zur Entwicklung gekommen ist, sowie durch die Ausbildung der halsförmigen Verlängerung des Kopfes charakterisirt. Auch an der II. Antenne hat der Geisselfortsatz eine beträchtliche Verlängerung erfahren. Es kommen nun die sexuellen Differenzen zur Entwicklung, indem das Männchen sich durch Fortsatzbildungen am ersten und zweiten Pleopodenpaare, durch Dornen an der Ventralseite des fünften Abdominalsegmentes, sowie durch gewisse Unterschiede am Schwanzfächer auszeichnet, während das Weibchen in dieser Hinsicht die Charaktere der Larvenform beibehält.

Der oben geschilderten Entwicklung von Lucifer steht die Metamorphose von Sergestes in allen wesentlichen Punkten ungemein nahe, wenngleich der äussere Habitus der Larven ein ziemlich abweichender ist. Die durch ihre abgeplattete Körperform und durch ausserordentlich grosse verästelte Dornfortsätze ausgezeichnete Zoëa dieser Gattung war durch Dohrn (No. 120) unter dem Namen Elaphocaris beschrieben worden, während die späteren Stadien schon früher als Acanthosoma (Claus No. 91) und Mastigopus (Leuckart, Claus No. 91) bekannt waren. Erst durch Claus (No. 8) und gleichzeitig durch Willemoes-Suhm (No. 157) wurde die Zugehörigkeit dieser Formen in den Entwicklungskreis von Sergestes nachgewiesen und das zugehörige Protozoëastadium aufgefunden. Neuerdings sind zahlreiche hieher gehörige Larvenformen aus dem Challenger-Material beschrieben worden (Spence Bate No. 100).

Die jüngste Protozoëalarve der Sergestes-Entwicklungsreihe ist nur durch eine Zeichnung von Willemoes-Suhm (No. 100, pag. 354) bekannt. Sie besitzt die sieben vorderen Extremitätenpaare; dagegen sind die Maxillarfüsse des dritten Paares noch nicht zur Entwicklung gekommen. Von dem paarigen Auge sind nur die ersten Anlagen bemerkbar. Im Inneren des Darmes findet sich ein umfänglicher Dotterrest, welcher wohl darauf schliessen lässt, dass Sergestes in der Protozoëaform aus dem Ei schlüpft. Im Uebrigen stimmt die Larve Willemoes-Suhm's in Allem mit dem jüngsten von Claus beschriebenen Stadium (Fig. 298 *A*) überein.

Letzteres (Fig. 298 *A*) lässt sich im Wesentlichen den späteren Protozoëastadien von Lucifer (Fig. 296 *D*) vergleichen, von denen es sich je-

doch durch die gedrungene Körperform, durch die frühzeitige Entwicklung der gestielten Augen und durch die Anlage des dritten Maxillarfusspaares (*mf'''*) unterscheidet. Die sieben vorderen Extremitätenpaare stimmen im Bau, sowohl mit denen der Protozoëastufe von Lucifer, als auch der Penaeusgarneelen sehr genau überein. Vor Allem zeigt die erste Antenne (*a'*) eine auch bei Penaeus wiederkehrende Ringelung der Basis in fünf Glieder. Die Mandibeln entbehren des Tasteranhangs, die erste Maxille (*mx'*) zeigt einen als Fächerplatte entwickelten Exopoditen, welcher auch an der beinförmig

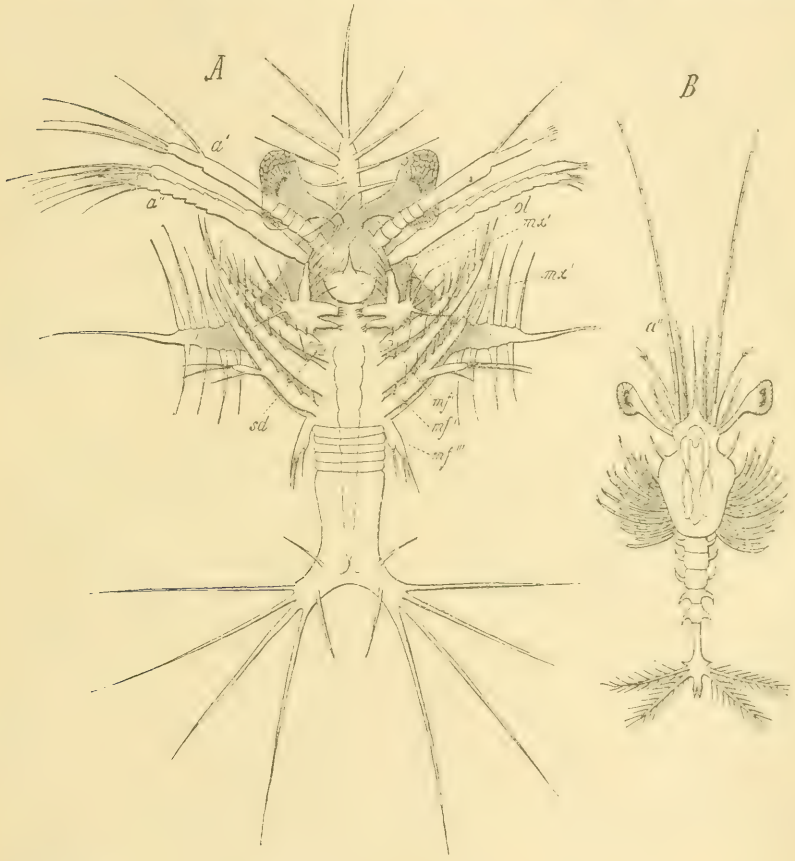


Fig. 298. Zwei Larvenstadien von Sergestes (nach Claus).
A Protozoëastadium, *B* Acanthosomastadium, von der Rückenseite gesehen.
a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *mf'* erster Maxillarfuss, *mf''* zweiter Maxillarfuss, *mf'''* dritter Maxillarfuss, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *ol* Oberlippe, *sd* Schalendrüse.

gestreckten zweiten Maxille (*mx''*) sich wiederfindet. In der Basis der letzteren wurde von Claus das Vorhandensein der gewundenen Schalendrüse (*sd*) nachgewiesen. Die drei Kieferfusspaare (*mf'—mf'''*) sind als gestreckte Spaltfüsse entwickelt, von denen das dritte Paar aber noch in ziemlich rudimentärer Form vorhanden ist. Dahinter finden wir die fünf Segmente der späteren Gangbeinpaare als kurze Querringel angelegt, während das Abdomen noch völlig unsegmentirt erscheint. Letzteres endet mit einer hier viel deut-

licher, als bei Lucifer, in zwei Gabeläste ausgehenden Endplatte, in welcher das Analsegment der Phyllopoden mit seinen beiden Furcalanhängen wiederholt erscheint. Sehr auffällig ist für dies Stadium die umfangreiche Entwicklung des beweglichen Stielauges und die starke Bewaffnung des verbreiterten Rückenschildes. An letzterem können wir einen mit breiter Basis beginnenden vorderen Rostralstachel, zwei Seitenstacheln und einen Rückenstachel unterscheiden, von denen jeder durch Bildung secundärer Dornen verästelt erscheint. Diese Fortsätze sind wohl auf die der Lage nach übereinstimmenden beträchtlich kürzeren Dornen an der Lucifer-Larve zu beziehen.

Die aus dem geschilderten Larvenstadium hervorgehende Zoëa (Elaphocaris) weist eine noch mächtigere Entwicklung der Dornbewaffnung auf. Stirn-Rücken- und hintere Seitenstacheln haben sich im Allgemeinen vergrössert. Der Stirnstachel ist im Verhältniss etwas schlanker geworden und zu den Seiten seiner Basis ist ein Paar verästelter vorderer Seitenstacheln zur Entwicklung gekommen. Auch an den einzelnen Segmenten des Abdomens, welche nun (mit Ausnahme der noch nicht durchgeführten Abgrenzung des sechsten Segmentes von dem noch immer eine deutliche Furcalgabel aufweisenden Telson) schon deutlich von einander getrennt sind, ist eine starke Bewaffnung mit seitlichen Dornen zu erkennen. Während die vorderen Extremitätenpaare, einschliesslich der drei Kieferfusspaare, denselben Charakter aufweisen wie im vorhergehenden Stadium, sind an den fünf dahinter folgenden Thoraxsegmenten nun die schlauchförmigen Anlagen zweiästiger Gliedmaassenpaare zu erkennen. In ähnlicher Weise ist auch das sechste Pleopodenpaar zur Entwicklung gekommen.

Mit dem Uebergang in das Mysisstadium (Acanthosoma Fig. 298 *B*) geht das complicirte Stachelkleid des Rückenschildes verloren, indem sich von den verästelten Fortsätzen der Elaphocaris nur die Basaltheile als einfache zugespitzte Ausläufer erhalten, während die Bedornung des Abdomens erhalten bleibt. Ebenso verschwinden die Furcalfortsätze des Telsons bis auf zwei nach hinten vorragende, kurze, stachelähnliche Ausläufer. In Bezug auf die Entwicklung der Gliedmaassen machen sich bedeutende Veränderungen bemerkbar. Die ersten Antennen weisen in jüngeren Acanthosomen einen gestreckten, noch ungegliederten (mit basalem Zackenfortsatz versehenen) Stammtheil und zwei kurze Endausläufer auf, in welchen die Hauptgeissel und Nebengeissel der späteren Stadien angelegt erscheinen. An den zweiten Antennen (*a″*) ist der früher vielgliedrige Exopodit zu einem stabförmigen Anhang (Schuppe) umgebildet, während der Endopodit zu einer mächtigen Geissel verlängert erscheint. Die beiden Maxillenpaare weisen noch die für die früheren Stadien geschilderten Charaktere auf. Das vorderste Maxillarfusspaar ist durch die Reduction seines Exopoditen auffällig; dagegen sind die dahinter folgenden sieben Gliedmaassenpaare (die zwei weiteren Maxillarfusspaare und die durch Entwicklung der fünf Thoraxbeinanlagen hervorgegangenen Extremitäten) zu kräftigen zweiästigen Ruderfüssen umgebildet, an denen vor Allem die stark beborsteten Exopoditen durch ihre Grösse hervortreten. Die Extremitäten des Abdomens sind in der Form kurzer, schlauchförmiger Anlagen zu erkennen, die des sechsten Segmentes dagegen als langgestreckte, beborstete Seitenglieder des Schwanzfächers wohl entwickelt. Spätere Acanthosomastadien sind durch die Ausbildung der Gehörblase in der Basis der ersten Antenne, sowie durch ein mächtigeres Auswachsen der Pleopodenanlagen bemerkenswerth.

Die aus der Acanthosoma sich entwickelnden Mastigopusformen sind denen des Lucifer ungemein ähnlich. Auch hier macht sich ein mächtiges Anwachsen des Abdomens gegenüber dem relativ kleinen cephalo-thora-

calen Abschnitt geltend. Die Stachelbewaffnung ist mit Ausnahme des persistirenden Rostrums bis auf kleine Rudimente geschwunden. An den Thoraxbeinpaaren (Maxillarfüssen und Gangbeinen) sind die Exopoditen verloren gegangen und die beiden letzten Beinpaare des Thorax sind völlig verschwunden. Die Pleopodenpaare sind nun mächtig entwickelt, entbehren aber noch des Exopoditen, welcher nur an den beiden hinteren Paaren als Knospe bemerkbar ist und erst im weiteren Verlaufe zur Entwicklung kommt.

Die Umwandlungen, durch welche die Mastigopuslarve in die ausgebildete Sergestesform übergeführt wird, beziehen sich hauptsächlich auf die Umgestaltung der Gliedmaassen (vor Allem der Mundtheile), durch welche dieselben der definitiven Gestaltung sich nähern, z. B. in dem Hervorsprossen des Mandibulartasters, ferner in dem Wiederauftreten der beiden letzten Thoraxbeinpaare und in der Entwicklung der Kiemen. Der nun hervorsprossende Mandibulartaster bleibt bei Sergestes zweigliedrig; die vorderen Maxillen weisen in späteren Mastigopusstadien noch ein kurzes Tasterrudiment auf. An der hinteren Maxille ist dagegen der Exopodit zu einer umfänglichen Fächerplatte umgestaltet. Am vorderen Kieferfuss lassen sich Exopodit und Endopodit als kurze Anhänge nachweisen, während am Protopoditen ein umfangreicher plattenförmiger Kaufortsatz zur Entwicklung gekommen ist. Der Kieferfuss des zweiten Paares weist eine knieförmige Einbiegung auf, während der des dritten Paares die Form eines langgestreckten Beines bewahrt. Schon in früheren Stadien sind an dem zweiten und dritten Gangbeinpaare die Anlagen der Scheeren zu erkennen. Von den inneren Organen ist der Verlust des Naupliusauges und der Schalendrüse, dagegen die Entwicklung der Antennendrüse zu erwähnen.

Lucifer weist durch das Fehlen der Kiemen und durch den Mangel der beiden hinteren Thoraxbeinpaare ein Verhalten auf, welches bei Sergestes im Mastigopusstadium sich wiederfindet. Erstere Form hat demnach gewisse Larvencharaktere beibehalten.

Die zahlreichen, aus dem Challenger-Material bekannt gewordenen Larvenstadien von Sergestiden stimmen in den wesentlichsten Punkten mit den oben geschilderten Entwicklungsstufen überein, zeigen jedoch eine grosse Variabilität hinsichtlich der Stachelbewaffnung des Cephalothorax und Abdomens. Von Interesse ist die als Platysaccus crenatus bezeichnete Sergestiden-Zoëa, deren am Rande mit stacheligen Lappen versehener, rundlicher Rückenschild die vier hintersten (bereits mit Gliedmaassenanlagen versehenen) Thoraxsegmente völlig unbedeckt lässt, ein Verhalten, durch welches diese Form mit den Penaeus- und Luciferlarven übereinstimmt. Einige, als Sciocaris telsonis unterschiedene Larven des Mysis- und Mastigopusstadiums sind durch die Gestalt des Telsons merkwürdig, welches selbstständig abgegliederte Furcalfortsätze erkennen lässt.

Die Gegensätze, welche im äusseren Habitus zwischen den kurzen, verbreiterten, stark bedornten Sergesteslarven und den schlanken Larvenformen von Lucifer sich finden, werden durch eine Reihe von Entwicklungsstadien vermittelt, welche Brooks (No. 109) auf das Genus Acetes zurückführt. Diese Larven sind von gedrungenerer Körpergestalt als die Luciferlarven und weisen auch eine etwas stärkere Stachelbewaffnung auf. Brooks ist geneigt, eine von Dohrn (No. 121 „Larve eines unbekannten Krebses", Taf. 29 u. 30, Figg. 62—67) und Claus (No. 8 „phyllopodenähnliche Protozoëa unbekannter Herkunft", Taf. 4, Figg. 2—7) beschriebene Protozoëa auf diese Entwicklungsreihe zu beziehen. Letztere Larve ist vor Allem durch die mächtige Entwicklung der noch ungestielten Seitenaugen charakterisirt, welche ähnlich wie bei Lucifer eine buckelförmige Vorragung des Rückenpanzers

verursachen. Sie hält hinsichtlich der Entwicklung des Stielauges, welche bei der Protozoëa von Sergestes bereits weit vorgeschritten ist, zwischen dieser Form und Lucifer die Mitte.

B. Penaeiden.

Wir verdanken die Kenntniss der Metamorphose von Penaeus, welche durch das Vorhandensein eines Naupliusstadiums, sowie durch die ursprünglichen Verhältnisse in der Reihenfolge der Entwicklung der Segmente und Gliedmaassen von grosser Bedeutung für die Auffassung der Decapodenmetamorphose geworden ist, vor Allem den Untersuchungen von F. Müller (No. 141 und 142). Später hat Claus (No. 8) unsere Kenntniss besonders hinsichtlich der Protozoëaformen vervollständigt. Neuere Mittheilungen stammen von Brooks (No. 110), welcher sämmtliche auf das erste Protozoëastadium folgende Stadien an gezüchteten Exemplaren aus einander hervorgehen sah. Eine Reihe von Larvenformen meist späterer Stadien beschreibt Spence Bate unter Zugrundelegung der Notizen von Willemoes-Suhm (No. 100).

Wie die Euphausiden, so verlässt auch Penaeus das Ei in der Gestalt eines echten Nauplius (Fig. 299 *A*). Der birnförmige, gestreckte Körper desselben entbehrt noch der Schalenduplicatur und läuft nach hinten in zwei lange Furcalborsten aus. Am vorderen Körperende bemerken wir das Naupliusauge. Die drei typisch entwickelten Naupliusbeinpaare sind noch ungegliedert und weisen einen Besatz von Ruderborsten auf.

Ein darauffolgendes Metanaupliusstadium ist im Habitus dem Nauplius noch sehr ähnlich, zeichnet sich vor letzterem aber schon durch das Erscheinen einer queren Integumentfalte am Rücken (Anlage des Rückenschildes) und zweier stummelförmiger beborsteter Fortsätze am hinteren Körperende (Furcalfortsätze) aus. Dies Stadium ist dem Metanauplius von Lucifer (pag. 445, Fig. 295 *B*) sehr ähnlich. Wie dieses besitzt es eine mächtige, helmförmige Oberlippe. Während die drei Naupliusbeinpaare am Körper etwas mehr nach vorne gerückt erscheinen, sind hinter denselben vier Paare wulstförmiger Extremitätenanlagen aufgetreten. Von den Naupliusbeinpaaren weist das dritte eine wichtige Veränderung auf, insofern eine Verdickung seines Basaltheiles die Anlage des Kautheils der späteren Mandibel erkennen lässt, während sich aus den beiden Schwimmfussästen der lebende Inhalt zurückzieht, als Andeutung, dass diese Parthie bei der nächsten Häutung abgeworfen wird. Neben dem Auge ist schon jetzt das auch der Zoëareihe zukommende paarige Frontalorgan (vgl. Fig. 299 *B*) als vorspringendes Zäpfchen zu erkennen.

Das nächste beobachtete Stadium ist eine Protozoëa (Fig. 299 *B*) mit wohlentwickeltem, rundlichem Cephalothoraxschild, mit sieben Beinpaaren und ungegliedertem, in deutliche Furcalfortsätze auslaufendem Abdomen (*ab*). Die Antennen haben noch immer die Bedeutung von Bewegungswerkzeugen. Die vordere Antenne (*1*) zeigt einen Zerfall in vier Glieder. An der hinteren Antenne (*2*) ist ein dreigliedriger Endopodit und ein vielgliedriger Exopodit zu unterscheiden. Die Oberlippe ist helmförmig und durch einen nach vorne ausgehenden Stachel ausgezeichnet, der in ähnlicher Weise auch bei den Larven der Sergestiden wiederkehrt. Die Mandibeln sind nun tasterlose, bezahnte Kauladen. Die Maxillen stimmen in der Form mit den für Lucifer abgebildeten

(Fig. 296 *B* und *C*, p. 446) ziemlich überein. An den ersten Maxillen kann man zwei nach innen vorspringende Ladenfortsätze des Protopoditen, einen mehrgliedrigen Endopoditen und einen blattförmigen, beborsteten Exopoditen unterscheiden. Aehnlich ist der Bau der zweiten Maxille; nur kann man hier vier Ladenfortsätze des Protopoditen und einen etwas längeren Endopoditen bemerken. Die dahinter folgenden zwei (vorderen) Maxillarfusspaare (*I, II*) zeigen sich als zweiästige Ruderfüsse entwickelt. An der Basis des dahinter folgenden Körperabschnittes (Thoracoabdominalabschnitt) ist schon durch quere Ringelung der Zerfall in sechs weitere Segmente [des dritten Maxillarfusspaares und der fünf Gangbeinpaare (*III—VIII*)] zu erkennen. Erwähnenswerth ist die Lage der Afteröffnung, welche in diesem Stadium völlig endständig zwischen den beiden Furcalfortsätzen gelegen ist und erst später an die Ventralseite des Telsons rückt. Ferner kann man bereits das Vorhandensein von drei Paaren von Leberausstülpungen des Darmes bemerken. Das am Ende des mit dem Rückenschilde verwachsenen Leibesabschnittes gelegene Herz weist nur ein Spaltenpaar (*?*) auf. Am vorderen Rande des Cephalothorax sind die Anlagen des paarigen Auges als Wülste zu erkennen, denen das Frontalorgan dicht anliegt.

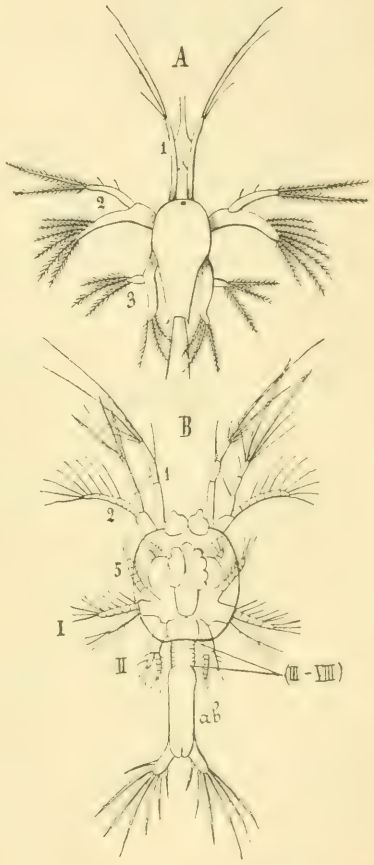


Fig. 299. Zwei Entwicklungsstadien von Penaeus (nach F. Müller, aus Lang's Lehrbuch).

A Nauplius, *B* Protozoëastadium. *1*, *2* erste und zweite Antenne, *3* Mandibel, *5* zweite Maxille, *I, II* erster und zweiter Maxillarfuss, (*III—VIII*) Anlagen des dritten bis achten Thoraxsegmentes, *ab* Abdomen.

Spätere Protozoëaformen (Fig. 300 *A*), welche Claus (No. 8) beobachtete, lassen neben einer stärkeren Entwicklung des paarigen Auges, und dem Zerfall der Basis der I. Antenne (*1*) in fünf Glieder (welcher in ähnlicher Weise bei der Protozoëa von Sergestes wiederkehrt) vor Allem die Entwicklung von fünf Abdominalsegmenten (a_1)—(a_5), welche noch unter der Larvencuticula versteckt liegen, erkennen. Das sechste Abdominalsegment dagegen ist noch mit dem Telson verschmolzen. Von Extremitätenanlagen ist ausser den früher erwähnten nur die stummelförmige Anlage des III. Maxillarfusspaares zu bemerken (III).

Die hieraus hervorgehende Zoëa (Fig. 300 *B* und *C*) ist durch die Entwicklung der beweglichen Stielaugen und eines zwischen diesen befindlichen Stirnstachels, sowie durch das Hervorsprossen der Gliedmaassen des Thorax gekennzeichnet. Die Abdominalsegmente wachsen nun

mächtig an, so dass sie bald die Segmente des Mittelleibes an Länge übertreffen. Das Kieferfusspaar des III. Paares ist nun schon als zweiästiger Stummel zu erkennen (Fig. 300 *B*, *III*). Dahinter sind die Anlagen der Gangbeinpaare (*IV—VIII*) und als noch schwächer angedeutete Höcker die Extremitätenanlagen der fünf vorderen Abdominalsegmente (a_1—a_5) zu erkennen. Es ergiebt sich hieraus, dass bei Penaeus die Anlagen der Extremitäten in ihrer Entwicklung die Reihenfolge von vorne nach hinten einhalten. Eine Ausnahme hievon macht das sechste Pleopodenpaar, welches in diesem Stadium bereits als zweilappige Anlage (a_6)

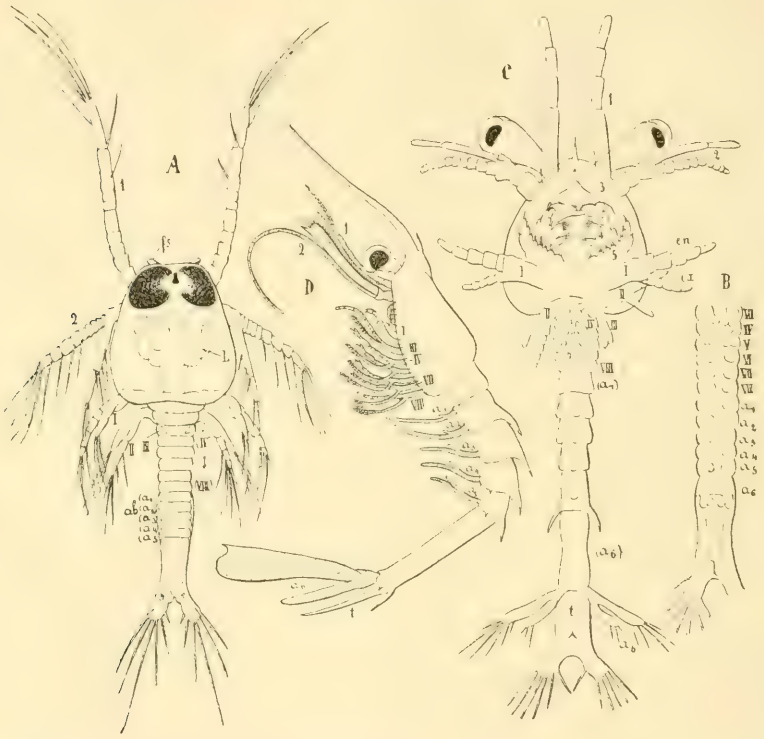


Fig. 300. Spätere Larvenstadien von Penaeus (nach Claus; aus Lang's Lehrbuch). *A* älteres Protozoëastadium, vom Rücken gesehen, *B* Thoracoabdominalabschnitt einer etwas älteren Larve mit Extremitätenanlagen, Ventralansicht; *C* Zoëastadium, Ventralansicht; *D* Mysisstadium, Seitenansicht.

1, *2* erste und zweite Antenne, *3* Mandibel, *4*, *5* erste und zweite Maxille, *I*, *II*, *III* erstes bis drittes Maxillarfusspaar, *IV—VIII* erstes bis fünftes Gangbeinpaar, (*IV*)—(*VIII*) viertes bis achtes Thoraxsegment, (a_1)—(a_6) erstes bis sechstes Abdominalsegment, a_1—a_6 erstes bis sechstes Pleopodenpaar, *ab* Abdomen, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *fs* frontales Sinnesorgan, *L* Leber, *t* Telson.

zu erkennen ist und demnach den übrigen Extremitätenanlagen des Abdomens in der Entwicklung vorauseilt. Jenes kommt (als Seitentheile der Schwanzflosse) zur Entwicklung (Fig. 300 *C*, a_6), während die kleinen Extremitätenanlagen an den fünf vorderen Abdominalsegmenten später unterdrückt erscheinen [Fig. 300 *C*, (a_1)—(a_6)]. An solchen späteren Zoëastadien erscheinen die fünf Glieder an der Basis der ersten An-

tenne wieder geschwunden; die Anlagen der fünf Gangbeinpaare sind nun schon als zweizipflige Schläuche zu erkennen (*IV—VIII*).

In der nun folgenden Mysisstufe (Fig. 300 *D*) haben die Antennen die Bedeutung von Bewegungsorganen aufgegeben. Als solche fungiren von nun an die zweiästigen Brustfüsse. Der Cephalothorax tritt jetzt an Grösse gegenüber dem mächtig sich entwickelnden Abdomen, an welchem nun die noch fehlenden Pleopodenpaare zur Entwicklung kommen, beträchtlich zurück. An letzterem lässt sich vom 2.—5. Segmente eine Bewaffnung mit dorsalen Stacheln erkennen. Die vorderen Antennen (*1*) lassen einen dreigliedrigen Schaft und zwei noch ungegliederte Geisselschläuche erkennen; erst in späteren Stadien gliedern sich die letzteren und es kommt zur Entwicklung von Riechfäden, sowie zur Bildung des in der Basis dieser Extremität gelegenen Gehörorgans. An dem zweiten Fühlerpaar (*2*) ist der Exopodit in eine borstenrandige Platte (Schuppe) umgewandelt, während der Endopodit in der Form eines langen Schlauches sich zur späteren Geissel umbildet. Die Oberlippe hat den Dornfortsatz verloren. An der Mandibel entwickelt sich der später zweigliedrige Taster. An den vorderen Maxillen wird der Endopodit zu einem kurzen Stummel rückgebildet, der Exopodit dagegen vollständig abgeworfen. Letzterer wird an der zweiten Maxille zur umfangreichen Athemplatte umgebildet. Die Maxillarfüsse des I. Paares bilden sich ähnlich denen von Sergestes um, indem der Protopodit in eine umfängliche ladenförmige Platte ausläuft, während Endopodit und Exopodit erhalten bleiben und am Basalglied ein Kiemenschlauch hervorsprosst (vgl. pag. 388, Fig. 268 *C*). Die Kieferfüsse des zweiten und dritten (*III*) Paares sowie die fünf (*IV—VIII*) folgenden Thoraxbeinpaare stellen ansehnliche Spaltbeine mit umfangreichem Schwimmfussast (Exopodit) dar.

Letzterer erfährt bei dem Uebergang der Mysisstufe in die Garneelform (junge ausgebildete Form) eine Reduction, während die Antennengeisseln sich gliedern und die schon in der Mysisstufe zur Entwicklung gekommenen Pleopodenpaare ihre volle Ausbildung erlangen. Das zweite und dritte Maxillarfusspaar bewahrt den Charakter eines Spaltfusses am vollständigsten bei. Die Maxillarfüsse des II. Paares zeigen einen knieförmig umgebogenen Endopoditen, einen kleineren Exopoditen (Geisselanhang) und Kiemen; die des dritten Paares zeigen den Endopoditen als langgestreckten Gehfuss entwickelt, während auch hier der Exopodit als Geisselanhang persistirt. Die drei folgenden Beinpaare (I., II., III. Gangbeinpaar) sind schon in der Mysisstufe mit rudimentären Scheeren versehen.

Die verschiedenen aus dem Challenger-Material bekannt gewordenen Entwicklungsstadien von Penaeiden lassen sich leicht mit dem geschilderten Entwicklungsgange in Uebereinstimmung bringen. Doch zeigen sie vielfache Variationen, welche auf Art- und Gattungsunterschiede zurückzuführen sind und sich hauptsächlich auf die Stachelbewaffnung des Körpers (vor Allem des Abdomens) aber auch auf Verschiedenheiten in dem relativen Entwicklungszustand der Extremitäten (der Thoraxbeine und der Pleopoden) beziehen.

Als Larvenform muss wohl auch die merkwürdige Peteinura gubernata angesehen werden, welche Spence Bate (No. 100) auf Grund gewisser Uebereinstimmungen mit Aristeus als vielleicht den Penaeiden zugehörig betrachtet. Diese Form stimmt nahe mit der von Dohrn (No. 121) beschriebenen Cerataspis longiremis überein, welcher sie sich hinsichtlich der Bewaffnung des Cephalothorax, der Gestalt der Beine und der excessiven

Entwicklung des Exopoditen des sechsten Pleopodenpaares anschliesst. Ceratáspis wird von Boas und Claus als eine Larvenform betrachtet, welche nach dem durch Claus bekannt gewordenen Bau der Kiemen in die Verwandtschaft der Penaeidengruppe zu stellen ist.

Ueber die Metamorphose von Stenopus, welche sich an die von Penaeus anschliesst und Beziehungen zu den Sergestiden aufweist, sind wir durch Mittheilungen von Brooks und Herrick (No. 111) unterrichtet. Die aus dem Ei schlüpfende Larve ist eine Protozoëa mit sessilen Augen, als Ruder dienenden Antennen, einem tief gegabelten Telson, einem langen Rostrum und sämmtlichen Anhangspaaren bis zu dem ersten Thoraxbeinpaar (inclusive). Der hintere Körperabschnitt ist nur undeutlich segmentirt und entbehrt der Anhänge. Aus dieser Form entwickelt sich eine echte Zoëa, welche die Charaktere der Carididen-Zoëa (vgl. unten pag. 459) aufweist. Ein späteres Stadium ist besonders durch die enorme Verlängerung des fünften Gangbeinpaares ausgezeichnet, welches als hauptsächliches Locomotionsorgan der Larve fungirt und ein an Länge dem Körper gleichkommendes Ruder darstellt. Diese Extremität verschwindet im darauffolgenden Mastigopusstadium bis auf ein kleines Rudiment, und ebenso wird das vorausgehende Extremitätenpaar (viertes Gangbeinpaar) rückgebildet, um später neu entwickelt zu werden. In dieser Hinsicht schliesst sich Stenopus an die ähnlichen Verhältnisse der Sergestiden (vgl. oben pag. 453) an.

C. Carididen.

Bei den Carididen (Palaemoniae, Alpheinae, Crangoninae etc.) ist die Metamorphose im Vergleiche zu Penaeus wesentlich abgekürzt. Wir finden hier niemals mehr ein freies Stadium der Nauplius- und Protozoëareihe, welche in den Kreis der embryonalen Entwicklung einbezogen sind. Der Embryo verlässt das Ei in der Regel in der Form einer eigenthümlich gestalteten Zoëa (Fig. 301), welche gewisse Charaktere aus dem Mysisstadium anticipirt und daher nach mancher Hinsicht bereits weiter entwickelt ist, als es der typischen Zoëa zukommt. Als Typus mag eine von Claus (No. 113) beschriebene und auf Hippolyte bezogene Larve gelten. Wir können an derselben einen vorderen, cephalothoracalen und einen hinteren, abdominalen Abschnitt unterscheiden. Letzterer ist gestreckt und in sämmtliche, später zu unterscheidende Segmente zerfallen (doch ist bei den Zoëen verwandter Formen vielfach die Trennung des sechsten Abdominalsegmentes vom Telson anfangs noch undeutlich). Das Telson weist in der Regel nicht mehr die bei den Sergestiden und Penaeus zu beobachtende Gabelform (Furcalbildung) auf, sondern stellt eine breite Platte mit bedorntem Hinterrande dar; doch findet sich bei einzelnen Formen (z. B. bei Pontophilus nach G. O. Sars No. 151) eine furcaähnliche Gabelung in zwei seitlich abstehende Flügel. Der Rückenschild trägt ein einfach gestaltetes, zugespitztes Rostrum und kurze Supraorbital- sowie Antennalstacheln, entbehrt jedoch im Uebrigen stärker ausgebildeter Dornfortsätze. Dagegen findet sich bei vielen Larven dieser Gruppe ein stärker vortretender Rückenstachel auf dem zweiten Abdominalsegmente, sowie kleinere auf den drei folgenden Segmenten. Im Uebrigen unterliegt die Dornbewaffnung dieses Körperabschnittes bei den hierher gehörigen Formen mannichfachen Variationen. Neben dem Naupliusauge tritt das paarige Auge in der Form kurzer, bereits abgesetzter Stielaugen hervor.

An dem vorderen Körperabschnitte ist ausser den sieben der Zoëa zukommenden Extremitätenpaaren auch das nächstfolgende Gliedmaassenpaar (III. Maxillarfusspaar Fig. 301 *Mf'''*) in der Form eines wohlausgebildeten zweiästigen Ruderfusses entwickelt. Die dahinter folgende Region der fünf den Gangbeinen zukommenden Segmente ist noch völlig unterdrückt und nur in nuce vorhanden. Die entsprechenden Segmente kommen erst in den späteren Stadien gleichzeitig mit den ihnen zukommenden Extremitätenanlagen deutlicher zur Entwicklung. Die Pleopoden fehlen noch vollständig. An der zweiten Antenne ist bereits die Umbildung des Exopodits in die Schuppe, des Endopodits in die Geissel der späteren Form zu erkennen, der Mandibulartaster fehlt, ebenso der bei Penaeus sich findende blattförmige Anhang (Exopodit) der ersten Maxille. Das Herz weist, wie dies für die Zoëaform die Regel ist, zwei Spaltenpaare auf, während das dritte Spaltenpaar erst in der Reihe der Mysisstadien zur Entwicklung kommt.

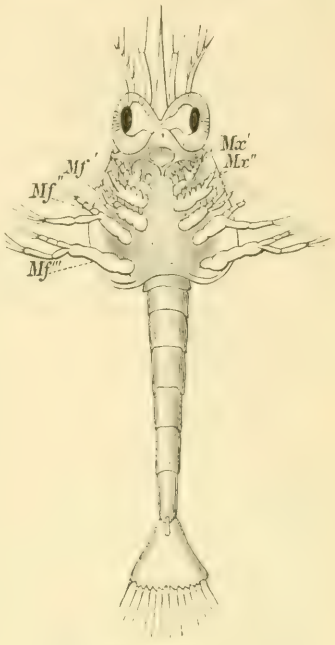


Fig. 301. Zoëa von Hippolyte (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).
Mx' erste, *Mx''* zweite Maxille, *Mf'*, *Mf''*, *Mf'''* erster, zweiter und dritter Maxillarfuss.

Während in der Reihenfolge der Ausbildung der Körpersegmente durch die Unterdrückung der fünf Segmente des Mittelleibes eine scheinbare Unregelmässigkeit gegeben ist, treten die Extremitätenanlagen in der gesetzmässigen Reihenfolge von vorne nach hinten zu Tage. Eine Ausnahme hievon macht nur das sechste Pleopodenpaar, welches vielfach in der Entwicklung vorauseilt. Im Bereiche der Gangbeine ist die Entwicklung eine allmähliche, von vorne nach hinten fortschreitende, wodurch ein Unterschied gegen-

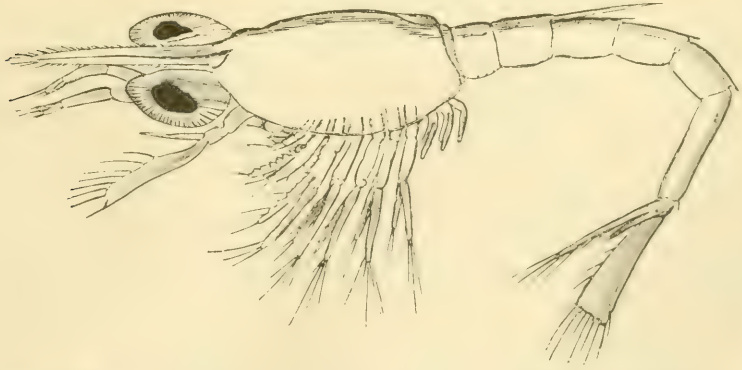


Fig. 302. Aeltere Larve von Hippolyte, nach Ausbildung der Thoracalanhänge (nach Claus, aus Balfour's Handbuch).

über den Sergestiden und Penaeus gegeben erscheint, bei welchen sämmtliche Gangbeinpaare gleichzeitig zur Entwicklung kommen. Im Einzelnen ergeben sich für die Entwicklung der Brustfüsse allerdings vielfache, bisher zum Theil nur ungenügend erkannte Verschiedenheiten.

Bei Hippolyte erscheinen die zwei ersten Gehfusspaare und das sechste Abdominalbeinpaar (Uropoden) gleichzeitig. In einem späteren Stadium (Fig. 302) entwickeln sich diese zu zweiästigen Anlagen, während die Knospen der drei hintersten Gangbeinpaare hervorsprossen. Bei Palaemon hat die aus dem Ei schlüpfende Larve bereits hinter dem dritten Maxillarfusspaare die Anlagen der drei folgenden Thoraxbeinpaare entwickelt (Bobretzky). Bei Crangon besitzt die Larve beim Ausschlüpfen die knospenförmigen Anlagen der zwei vorderen Gangbeinpaare (Claus No. 113, Ehrenbaum No. 123)[1]). Die Anlagen der drei hinten folgenden Paare werden sehr bald danach entwickelt. Die ausschlüpfende Larve von Palaemonetes vulgaris weist die Anlagen der beiden vorderen Thoraxbeinpaare auf, die dahinter folgenden sprossen einzeln in den darauffolgenden Stadien (W. Faxon) u. s. w.

Erst nachdem die Thoraxgliedmaassen zur Entwicklung gekommen sind, werden die Pleopodenpaare als Knospen angelegt. Durch die Entwicklung der Thoraxbeinpaare zu spaltästigen Ruderfüssen wird die Larve allmählich in das Mysisstadium übergeführt, welches für die einzelnen Formen verschiedenartig gestaltet erscheint, insofern die Entwicklung eines Aussenastes an einzelnen Thoraxbeinpaaren unterdrückt sein kann. So finden wir, dass bei Hippolyte, Caridina und Palaemonetes vulgaris das letzte Thoraxbeinpaar des Exopoditen entbehrt (ein Verhalten, welches vielleicht für die meisten Carididenlarven Geltung hat), während bei Cheraphilus und Pontophilus (nach G. O. Sars No. 151) und bei der Süsswasserform von Palaemonetes varians die Anlage des Exopoditen an den drei letzten Thoraxbeinpaaren, bei Crangon vulgaris (nach Ehrenbaum und G. O. Sars) und bei Sabinaea (nach Sars) dagegen an den vier letzten Thoraxbeinpaaren unterdrückt erscheint, so dass bei letzteren Formen eine offenbare Tendenz zu erkennen ist, das Mysisstadium in der Metamorphose zum Ausfall zu bringen.

Die in diesen Verhältnissen zum Ausdruck kommende Tendenz zur Vereinfachung des Entwicklungsganges hat in einzelnen Fällen zu einer viel ausgeprägteren Abkürzung der Metamorphose geführt. So zeigt der Embryo der hochnordischen Hippolyte polaris nach den Beobachtungen von Kröyer (No. 136) bereits die fünf Gangbeinpaare als einfache, gegliederte Anhänge, deren vorderstes Paar bereits die Scheerenanlagen erkennen lässt. Die fünf vorderen Abdominalbeinpaare waren auch schon als zweiästige Anlagen zu erkennen, während das sechste Paar noch fehlte. In ähnlicher Weise abgekürzt erscheint die Metamorphose von Sabinaea nach G. O. Sars (No. 151), deren jüngste aus dem Ei kommende Larve (die Kröyer'sche Myto Gaimardii) bereits die Anlage sämmtlicher fünf Gangbeinpaare und der fünf vorderen schon zweiästigen Pleopodenpaare aufweist. Von den Gangbeinpaaren trägt nur das vorderste einen Exopoditen, während das zweite einästig und sehr klein ist. Bei Sclerocrangon boreas, dessen Eier

[1]) Dagegen soll nach G. O. Sars (No. 151) bei Crangon vulgaris, wie auch bei Cheraphilus und Pontophilus zunächst nur die Knospe des ersten Gangbeinpaares vorhanden sein, während die vier übrigen Paare im nächsten Stadium gleichzeitig auftreten.

sich durch besondere Grösse auszeichnen, scheint die Metamorphose völlig in Ausfall gekommen zu sein (Sp. Bate No. 100, G. O. Sars No. 151). Das Gleiche ist bei den Tiefseeformen Cryptocheles und Bythocaris der Fall (G. O. Sars No. 151).

Von den im Süsswasser lebenden Carididen zeigen manche (z. B. Caridina Desmarestii) gegenüber den marinen Verwandten keine Abkürzung der Metamorphose, während eine solche bei Palaemon Potiuna (nach F. Müller No. 143) und bei Palaemonetes varians (nach P. Mayer No. 138) deutlich zu erkennen ist. Palaemon Potiuna verlässt das Ei in einem Entwicklungsstadium, welches dem von Hippolyte polaris sehr ähnlich ist und sich von demselben nur durch die stummelförmige Beschaffenheit der Mundtheile (entsprechend der unterdrückten Nahrungsaufnahme, und durch das Vorhandensein der Kiemenanlagen unterscheidet.

Die in den südlichen Theilen Europas im Süsswasser vorkommende Varietät von Palaemonetes varians schlüpft nach P. Mayer in einem vorgerückten, den Uebergang zum Mysisstadium darstellenden Zoëastadium aus dem Ei, welches sämmtliche Extremitäten mit Ausnahme des letzten Pleopodenpaares besitzt. Von den Gangbeinpaaren weisen die beiden vorderen bereits die Anlage der Scheeren auf und sind mit einem Exopoditen versehen; letzterer fehlt an den drei folgenden Gangbeinpaaren. Die Kiemen (Pleurobranchien) sind an sämmtlichen Beinpaaren wohl entwickelt. Die Abdominalbeine sind als zweiästige Knospen vorhanden. Das Telson zeigt Gestalt und Bewaffnung, wie sie bei den Zoëen der Carididen sich findet, und ist von dem sechsten Abdominalsegment noch nicht scharf abgesetzt. Demgegenüber ist es von Interesse, dass die im nördlichen Europa im Meere an den Küsten (aber auch im Brack- und Süsswasser) vorkommende Varietät von Palaemonetes varians eine viel geringere Abkürzung der Metamorphose aufweist. Nach Boas (No. 105) sind die aus dem Ei kommenden Zoëen dieser Form nur mit ungegliederten Stummeln der Gangbeinpaare versehen, während die Extremitäten des Abdomens vollständig fehlen.

Bei sämmtlichen Formen mit abgekürzter Entwicklung sind die Eier beträchtlich grösser; die Anzahl der von dem Weibchen producirten Eier ist dagegen verringert. Die Jungen werden mit reichlicher Nahrungsdottermasse versehen geboren, auf deren Kosten sie sich weiter entwickeln. Dementsprechend sind die Mundtheile der sonst so hoch entwickelten Larven in einem mehr rudimentären Zustande.

In ähnlicher Weise findet sich nach Herrick (No. 133) und Packard (No. 144) bei zwei Alpheusarten eine Abkürzung der Metamorphose. Während die übrigen Alpheusarten eine von den übrigen Carididen nicht abweichende Metamorphose zeigen, ist letztere bei Alpheus heterochelis abgekürzt und bei dem in Spongien lebenden Alpheus praecox fast vollständig verloren gegangen.

Amphion. Im Anschlusse an die Carididen mag Amphion erwähnt werden, eine Form, deren Stellung noch sehr zweifelhaft ist. Amphion schliesst sich nach der Gestalt seiner Zoëalarve und durch den Besitz von Kiemenrudimenten, welche den Charakter der Phyllobranchien tragen (Sp. Bate No. 100), an die Carididen an. Die ältesten bekannt gewordenen Stadien von Amphion scheinen — wie aus der mangelhaften Gliederung der Antennen hervorgeht — noch nicht die volle Ausbildung erlangt zu haben und müssen wahrscheinlich noch als Larven in Anspruch genommen werden (Claus No. 8), wenngleich Dohrn (No. 120) und Willemoes-Suhm sie auf Grund des Befundes von Geschlechtsanlagen (?) im Inneren als ausgebildete Formen zu betrachten geneigt waren. Der langgestreckte Körper wird durch

sechs Spaltfusspaare bewegt, welche dem zweiten und dritten Maxillarfusspaar und den vier darauffolgenden Thoraxbeinpaaren entsprechen, während das letzte Thoraxbeinpaar nur in rudimentärer Form vorliegt. In der Gestalt dieser Spaltbeine, sowie durch das Vorhandensein verästelter Leberschläuche in den vorderen Parthien des Cephalothorax nähert sich Amphion auffallend den Phyllosomen, und thatsächlich hat Boas (No. 103) in ihm die Larve der den Loricaten verwandten Gattung Polycheles vermuthet. Die jüngsten bekannt gewordenen Stadien von Amphion sind Zoëen, welche im Habitus den Carididen-Zoëen gleichen. Als Locomotionsorgane dienen vor Allem der zweite und dritte Maxillarfuss, welche als spaltästige Ruderbeine entwickelt sind, während das erste Maxillarfusspaar bereits zum Munde herangezogen erscheint. Das Abdomen endet mit einer ovalen Telsonplatte; die Pleopoden fehlen; doch kommt das sechste Pleopodenpaar sehr bald zur Entwicklung. Andere mit Amphion nahe verwandte Formen werden von Willemoes-Suhm erwähnt und die Aehnlichkeit der Körperform mit der von Sergestes hervorgehoben. Diese Formen werden als Amphiones bezeichnet.

D. Astacidae.

In der Familie der Astacidae macht sich eine noch weitergehende Abkürzung der Metamorphose geltend, als dies bei den meisten Carididen der Fall ist. Hier findet sich kein freies Zoëastadium mehr. Bei Homarus, dessen Metamorphose durch Kröyer (No. 136), G. O. Sars (No. 148), Sidney J. Smith (No. 153) und Ryder (No. 147) bekannt geworden ist, ist das erste aus dem Eie kommende Stadium (Fig. 303) ein Mysisstadium, welches sich mittelst der als kräftige Ruderäste entwickelten Exopoditen des III. Maxillarfusspaares und der fünf Gangbeinpaare (mf^{III}—p^{V}) umherbewegt. Der Rückenschild geht nach vorne in ein einfaches Rostrum und einen Zahn unter dem Auge aus; das Abdomen ist durch die Bewaffnung seiner Segmente mit dorsalen und lateralen Dornen ausgezeichnet, entbehrt jedoch der Beinanlagen. Das Telson ist eine hinten ausgebuchtete und bezahnte, trianguläre Platte. Die ersten Antennen (a') sind noch ungegliedert, die zweiten (a'') zweiästig, mit einem zu einer Schuppe umgebildeten Exopoditen und einem schlankeren Endopoditen (Anlage der Geissel). Die Mandibeln tragen einen dreigliedrigen Taster, an der ersten Maxille fehlt ein Exopodit. Die zweiten Maxillen, sowie die Maxillarfüsse sind im Wesentlichen der ausgebildeten Form schon ähnlich, nur noch in mancher Hinsicht etwas rudimentär. Die Endopoditen der drei vordersten Gangbeinpaare endigen bereits mit einer Scheerenanlage.

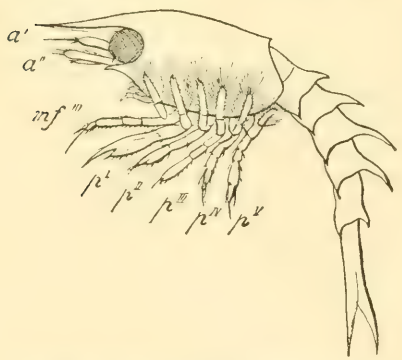


Fig. 303. Eben ausgeschlüpfte Larve des amerikanischen Hummers (nach Smith). a' erste, a'' zweite Antenne, mf''' dritter Maxillarfuss, p^{I}—p^{V} erstes bis fünftes Gangbeinpaar.

Im nächstfolgenden Stadium erscheinen die Extremitätenknospen an dem zweiten bis fünften Abdominalsegment. An den ersten Antennen

ist die Gliederung der Hauptgeissel und die Anlage der Nebengeissel zu erkennen. Die drei vordersten Gangbeinpaare haben sich vergrössert und die Scheerenanlage deutlicher zur Entwicklung gebracht.

Im dritten Larvenstadium gehen die Schizopodencharaktere allmählich verloren, während die definitiven Bildungsverhältnisse erreicht werden. Die Exopoditen des dritten Maxillarfusspaares, sowie der fünf Gangbeinpaare werden nun rückgebildet, während die Extremität des sechsten Abdominalsegmentes zur Ausbildung gelangt. Die Dornen der Abdominalsegmente erscheinen nun kleiner.

Im nächsten Stadium sind die Schizopodencharaktere vollständig verloren gegangen. Die Exopoditen der Gangbeine sind bis auf Rudimente verschwunden. Die Larve gleicht im Wesentlichen der ausgebildeten Form, hat jedoch noch die pelagische Lebensweise beibehalten und schwimmt mittelst der Abdominalfüsse umher. Erst in späteren

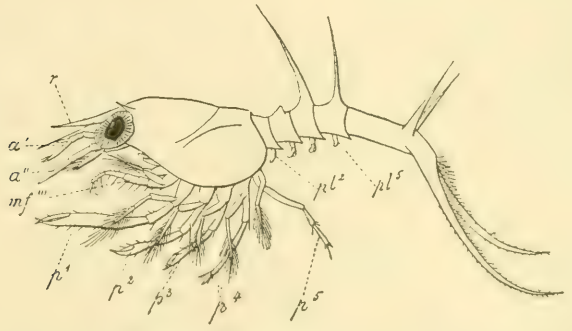


Fig. 304. Späteres Mysisstadium von Nephrops norvegicus (nach Sars).

a' erste Antenne, a'' zweite Antenne, mf''' dritter Maxillarfuss, p^1—p^5 erstes bis fünftes Gangbein, pl^2 Pleopodenpaar des zweiten Abdominalsegments, pl^5 Pleopodenpaar des fünften Abdominalsegments, r Rostrum.

Jugendformen, welche bereits auf den Grund gesunken sind, macht sich die Asymmetrie der Scheeren bemerkbar, während gleichzeitig das anfangs für beide Geschlechter gleichgebildete erste Abdominalbeinpaar auftritt. In einem noch späteren Stadium entwickeln sich die sexuellen Differenzen.

Die Metamorphose von Nephrops norvegicus, aus welcher ein einzelnes Stadium schon seit Langem durch Claus (No. 113) bekannt war und welche neuerdings durch G. O. Sars (No. 149) in ihrem ganzen Verlaufe beschrieben wurde, stimmt bis auf sämmtliche Einzelheiten mit der von Homarus überein. Hier wie dort können wir die oben beschriebenen vier Entwicklungsstufen, die sich in beiden Fällen in gleicher Weise charakterisiren, unterscheiden. Dagegen weist die Larve von Nephrops (Fig. 304) einen durch die Bewaffnung des Abdomens gekennzeichneten eigenartigen Habitus auf. Wir finden hier am dritten Abdominalsegment einen kleinen, am vierten und fünften je einen grossen unpaaren Rückendorn, während das sechste Abdominalsegment ein Paar nach hinten divergirender langer Stacheln aufweist. Das Telson, welches im ersten und zweiten Stadium vom sechsten Abdominalsegment sich nicht scharf absetzt, läuft in zwei ungeheuere, geschwungene und bedornte Fortsätze aus, welche noch im dritten Stadium neben den Seiten-

platten des Schwanzfächers (sechstes Pleopodenpaar) sich erhalten und erst im vierten Stadium verschwinden, in welchem das Telson zur Mittelplatte des Schwanzfächers umgebildet erscheint.

Die Jungen von Astacus unterscheiden sich, wenn sie aus dem Eie schlüpfen, nur in unwesentlichen Merkmalen von der ausgebildeten Form. Entsprechend der Menge des vorhandenen Nahrungsdotters ist der Cephalothorax aufgetrieben und das Rostrum zwischen den Augen nach unten gekrümmt. Das erste Abdominalbeinpaar ist noch unentwickelt. Ebenso sind die Pleopoden des sechsten Segmentes noch nicht zur freien Entfaltung gekommen. Das Telson weist eine eigenthümliche, ovale Gestalt auf. Im Uebrigen stimmen die Jungen von Astacus, welche noch eine Zeit lang an den Abdominalanhängen der Mutter anhängen und von der Mutter beschützt werden, vollkommen mit der ausgebildeten Form überein. Die Metamorphose ist hier, wie bei so vielen Süsswasserthieren, völlig in Ausfall gekommen.

Ganz ähnlich gestaltet sind auch die durch W. Faxon (No. 127) bekannt gewordenen Jungen von Cambarus, welche ebenso wie die von Astacus nach gewisser Hinsicht an die Gruppe der Parastacidae erinnern. Das erste und sechste Pleopodenpaar fehlen noch; ebenso ist die quere Abgliederung im Bereich der Telsonplatte noch nicht entwickelt. Letztere zeigt zum Unterschiede von Astacus an dem Rande keinen Borstenbesatz. Die Entwicklung scheint noch mehr abgekürzt als bei Astacus, insofern der Schwanzfächer sehr bald zur vollständigen Ausbildung gelangt.

E. Loricaten.

Die Larven der Loricaten schlüpfen in einer Form aus dem Eie, welche seit Langem als Phyllosoma bekannt war und früher als selbstständiges Genus theils zu den Stomatopoden bezogen wurde, theils den Decapoden zugerechnet wurde. Die Zugehörigkeit dieser Form in den Entwicklungskreis der Loricaten wurde durch die Züchtungsversuche von Couch (No. 116) wahrscheinlich, welcher aus den Eiern von Palinurus Larven erzielte, die schon Gerstäcker als junge Phyllosomen in Anspruch nahm. Zu dem gleichen Resultate kamen fast gleichzeitig Coste und Gerbe. In ausführlicherer Weise wurde die Embryonalentwicklung von Scyllarus und Palinurus, sowie der Uebergang in das junge Phyllosoma durch Dohrn (No. 119) bekannt, während die Metamorphose der Phyllosomen hauptsächlich durch Claus (No. 91 u. No. 8) und Richters (No. 146) festgestellt wurde. Neuerdings sind verschiedene Phyllosomen durch Spence Bate (No. 100) beschrieben worden.

Wir müssen das Phyllosoma (Fig. 307 und 308) als ein eigenthümlich gestaltetes Mysisstadium bezeichnen. Die Loricaten verlassen demnach in demselben Stadium das Ei, in welchem viele Astaciden auszuschlüpfen pflegen. Die blattförmig flachgedrückte Körperform und die geringe Entwicklung des Abdomens muss als eine Anpassung an die schwimmende und treibende Lebensweise in den bewegten Strömungen der hohen See aufgefasst werden, während andererseits in der Selbstständigkeit des Thorax und dem Vorhandensein von Furcalfortsätzen des Telsons anscheinend ursprüngliche Charaktere erhalten sind. Andere Merkmale jedoch lassen sich nur durch Rückbildungserscheinungen erklären, wie solche durch den Vergleich mit den Embryonalstadien kenntlich werden.

Die Embryonen von Scyllarus, deren Entwicklung durch Dohrn (No. 119) bekannt geworden ist, durchlaufen ein Naupliusstadium, welches

im Allgemeinen dem oben (pag. 356) für Astacus beschriebenen ähnlich ist, und sich durch die Abscheidung einer Larvenhaut (Naupliuscuticula) markirt. Auch das spätere beobachtete Stadium ist dem entsprechenden von Astacus insofern ähnlich, als ein nun producirter hinterer Körperabschnitt (Thoracoabdominalabschnitt) gegen die Ventralseite eingeschlagen erscheint. Der vordere dem Dotter aufgelagerte Körperabschnitt trägt die beiden Antennenpaare und die Mundwerkzeuge bis einschliesslich dem I. Maxillarfusspaare. An dem umgeschlagenen Thoracoabdominalabschnitt finden sich das zweite und dritte Maxillarfusspaar, sowie die Anlagen der drei vorderen Gangbeinpaare. Hinter dem letzten Paar dieser Anlagen folgt ein ungegliederter Endabschnitt in Form einer quadratischen Platte. Die meisten Anhänge zeigen noch ziemlich embryonales Gepräge, doch ist zu erwähnen, dass die drei vordersten Extremitätenpaare des thoracoabdominalen Abschnittes (II. u. III. Maxillarfusspaar und I. Gangbeinpaar) aus einer zweiästigen Anlage bestehen, während die beiden folgenden Paare (II. und III. Gangbeinpaar) noch ungespaltene wulstförmige Auswüchse darstellen.

In einem etwas späteren Stadium zeigen die II. Antennen, welche an Länge denen des ersten Paares nicht viel nachstehen, in ihrem basalen Antheil die Anlage der Antennendrüse. Die Mandibeln, denen die Tasteranlage fehlt, erscheinen an ihrem Ende schwach zweilappig, die I. Maxillen sind zweilappig; ebenso zeigen die des zweiten Paares durch Einbuchtung an ihrem Innenrande einen Zerfall in drei Lappen. Auch das erste Maxillarfusspaar, welches im früheren Stadium ein einfacher Stummel war, ist nun zu einer kurzen zweilappigen Anlage ausgewachsen. Dagegen sind jetzt die Exopoditen des zweiten und dritten Kieferfusspaares rudimentär geworden, während das II. und III. Gangbeinpaar deutlich spaltästig erscheinen. Weiter nach hinten folgen die ganz kleinen stummelförmigen Anlagen des IV. und V. Gangbeinpaares.

Eine ganz ähnliche Gliederung zeigen Palinurus-Embryonen späterer Stadien (Fig. 305). Die vorderen Antennen (a') sind einfach und ungegliedert, während die etwas längeren zweiten Antennen (a'') die Anlage eines Seitenastes aufweisen. Die ersten Maxillen (mx') zeigen eine dreilappige, die zweiten Maxillen (mx'') eine zweilappige Form. An den beiden vorderen Kieferfusspaaren (mf', mf''), sowie am dritten Gangbeinpaar (t''') ist der Exopodit rudimentär; dagegen sind der dritte Maxillarfuss (mf''') und das erste und zweite Gangbeinpaar (t', t'') mit grösseren Exopoditen versehen. Der hintere, gegliederte Körperabschnitt enthält die Segmente des vierten und fünften Gangbeinpaares (t^4, t^5), sowie die Abdominalsegmente ($1-6$) und endet mit einem in Furcalanhänge gespaltenen Telson.

Die spätesten Stadien des embryonalen Lebens zeigen schon deutlich die Leibesgliederung des späteren Phyllosomas. Der Körper zerfällt in drei Abschnitte, von denen der verbreiterte vordere noch durch eingelagerte Dottermassen aufgetrieben erscheint und die Antennen sowie die Mandibeln und Maxillen trägt. Dahinter folgt ein noch wenig verbreiterter Körperabschnitt, welcher aus den Segmenten der Kieferfusspaare und Gangbeinpaare besteht, während hinten sich ein kurzes, schmales Abdomen anschliesst. Bevor das Phyllosoma die Embryonalhüllen verlässt, machen sich gewisse Reductionsvorgänge (vgl. Fig. 306) an dem Embryonalleibe bemerkbar. Die Antennen des zweiten Paares (a'') werden zu einfachen, unverästelten Schläuchen umgebildet. Die

zweite Maxille (*mx''*) wird zu einem kleinen ungegliederten Stummel. Das erste Kieferfusspaar geht bei Scyllarus vollständig verloren, während es bei Palinurus in der Form einer ganz rückgebildeten Anlage sich erhält. Ebenso werden die Exopoditen des zweiten und dritten Kieferfusspaares (*mf''*, *mf'''*) schon im früheren Stadium rückgebildet. Ferner werden die Segmente des vierten und fünften Gangbeinpaares undeutlich, wie denn auch am Abdomen die Segmentirung weniger deutlich wird.

An diese ältesten Embryonalstadien schliessen sich die jüngsten ausgeschlüpften Phyllosomen (Fig. 306 u. 307) sehr innig an. Der glashell durchsichtige Körper ist nun völlig blattförmig verflacht und zerfällt in die drei ebengenannten Körperabschnitte. Der vorderste derselben (Kopfabschnitt), welcher meist einen ellipsoidischen oder ovalen Umriss aufweist, trägt an seinem vorderen Ende die beiden Fühlerpaare und die gestielten Augen, während das Naupliusauge (*oc*) dem Gehirn dicht aufsitzt. An der Unterseite findet sich ziemlich in der Mitte der von den Mandibeln und ersten Maxillen umstellte Mund; die reducirten zweiten Maxillen (*mx''*) sind weiter nach hinten abgerückt. Von den I. Maxillarfüssen findet sich bei den Scyllarusphyllosomen (Fig. 306) keine Spur, bei Palinurus nur völlig rudimentäre Höcker.

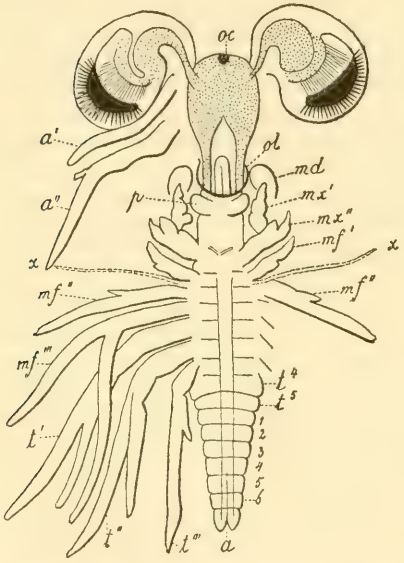


Fig. 305. Aelterer Embryo von Palinurus quadricornis mit zurückgeschlagenem Thoracoabdominalabschnitt (nach Claus).

a After, *a'* erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *mf'*, *mf''*, *mf'''* erster, zweiter, dritter Maxillarfuss, *mx'*, *mx''* erste, zweite Maxille, *oc* Naupliusauge, *ol* Oberlippe, *p* Paragnathen, *t'*, *t''*, *t'''* erstes, zweites, drittes Gangbein, t^4, t^5 Segment des vierten und fünften Gangbeinpaares, *x—x* Grenzlinie des Cephalothorax, *1*, *2*, *3—6* erstes, zweites, drittes bis sechstes Abdominalsegment.

Der nach hinten folgende Thoraxabschnitt (vgl. Fig. 307 und 308) hat ungefähr die Gestalt einer verbreiterten Scheibe und trägt die Maxillarfüsse und Gangbeinpaare. Von diesen sind bei den jüngsten Scyllarusphyllosomen (Fig. 306) die beiden vordersten Paare (II. und III. Maxillarfusspaar) einästig und fünfgliedrig, während die drei vordersten Gangbeinpaare aus sechs Gliedern bestehen und einen Aussenast tragen. Die Anlagen des IV. und V. Gangbeinpaares sind sammt den ihnen zugehörigen Segmenten fast völlig verschwunden. Dagegen tragen bei den jüngsten Palinurusphyllosomen (Fig. 307) die III. Maxillarfüsse einen Aussenast, und ist das vierte Gangbeinpaar, sowie auch das fünfte nur als Knospe zu bemerken.

Der thoracale Körperabschnitt ist dem vorderen cephalischen Abschnitt ursprünglich hinten angefügt. Später wird er jedoch von dem letzteren dorsalwärts überwachsen. Es bildet sich hiebei die dorsale Fläche des vorderen Abschnittes zum Rückenschilde aus, während aus dem hinteren Abschnitte hauptsächlich das „Plastron sternal" gebildet wird.

Das Abdomen ist ein kurzer, undeutlich segmentirter, völlig rudimentärer Anhang, welcher mit zwei zipfelförmigen Furcalfortsätzen endigt. Zwischen diesen, am hinteren Körperende gelegen, findet sich die Afteröffnung, welche erst secundär durch Verwachsung der Basaltheile der Furcalfortsätze eine ventrale Lagerung einnimmt. Es erinnert dies an die für Penaeus (pag. 455) und Astacus (pag. 357) erwähnte Lageverschiebung des Afters und zeigt, dass die Phyllosomen in Hinsicht auf

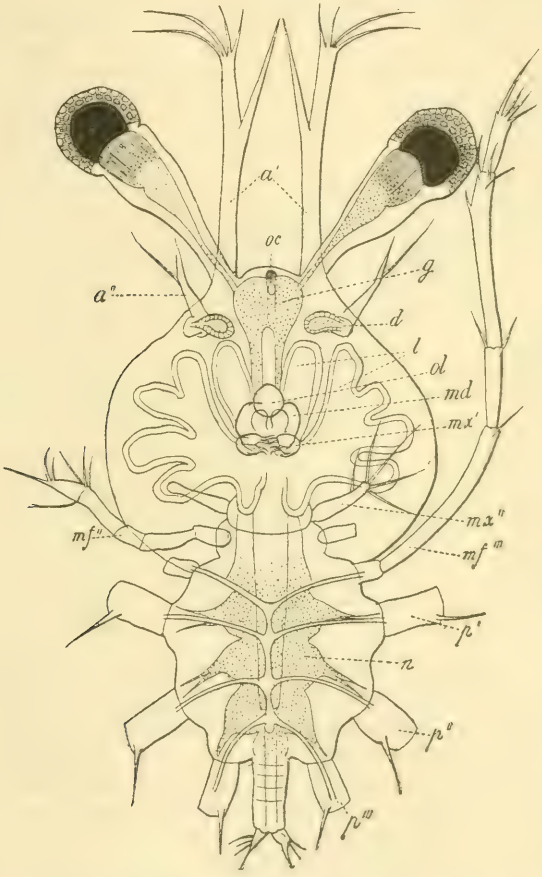


Fig. 306. Junges Scyllarusphyllosoma (nach Claus). Von den Beinpaaren sind z. Th. nur die Basalglieder eingezeichnet.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *d* Antennendrüse, *g* Gehirn, *l* Leberanhänge des Darmcanals, *md* Mandibel, *mx'* erste Maxille, *mx''* zweite Maxille, *mf''* zweiter Maxillarfuss, *mf'''* dritter Maxillarfuss, *n* Bauchganglienkette, *oc* Naupliusauge, *ol* Oberlippe, *p'*, *p''*, *p'''* erstes, zweites, drittes Gangbein.

die Ausbildung des hinteren Körperendes Verhältnisse bewahrt haben, welche eigentlich einem früheren Larvenstadium (Protozoëa von Penaeus) eigenthümlich sind.

Die Metamorphose der Phyllosomen besteht in dem Auftreten (respective Wiederauftreten) der noch fehlenden Körpersegmente

und Extremitätenpaare, und in einer Umbildung der schon vorhandenen, wodurch sie der definitiven Form sich nähern. Die erste Antenne wird gegliedert und gewinnt die Anlage der Nebengeissel (Fig. 308), sowie der Riechfäden der Hauptgeissel und des Gehörorgans im Basalgliede. Auch die zweite Antenne (Fig. 308) gliedert sich und zeigt bei den Scyllarusphyllosomen bereits die Andeutung der für die ausgebildete Form typischen lamellösen Gestaltung. An den Mandibeln kommt ein anfangs einfacher, später dreigliedriger Taster zur Ausbildung. Die Maxillen nähern sich der ausgebildeten Form. Das erste Maxillarfusspaar und das IV. und V. Gangbeinpaar kommen nun zur Entwicklung, während das vorletzte Gangbeinpaar, sowie das zweite Maxillarfusspaar zu mächtigerer Entfaltung gelangen. An den Basalgliedern der Kieferfüsse und Gangbeinpaare sprossen nun die Kiemenanlagen hervor. Das Abdomen wird deutlich segmentirt, und es kommen an demselben die 6 Pleopodenpaare zur Ausbildung, von denen das letzte an der Bildung des Schwanzfächers participirt. Von inneren Organen ist die zur Ausbildung der Leberschläuche (*l*) führende Divertikelbildung am Mitteldarm zu erwähnen, welche bei den Scyllarusphyllosomen (Fig. 306) durch Ausbildung dreier Paare von Blindsäcken eingeleitet wird, von denen das mittlere bald secundäre Ramificationen eingeht. Dagegen weisen die Palinurusphyllosomen von Anfang an (Fig. 307) eine reichere Verästelung der sog. Leberschläuche auf. Die Kreislaufsorgane tragen, wie Gegenbaur nachwies, bereits den typischen Decapodencharacter. Wir finden ein mit drei Spaltenpaaren versehenes Herz, von welchem die arteriellen Blutbahnen in der für die Decapoden charakteristischen Form ausgehen (vgl. Claus No. 6).

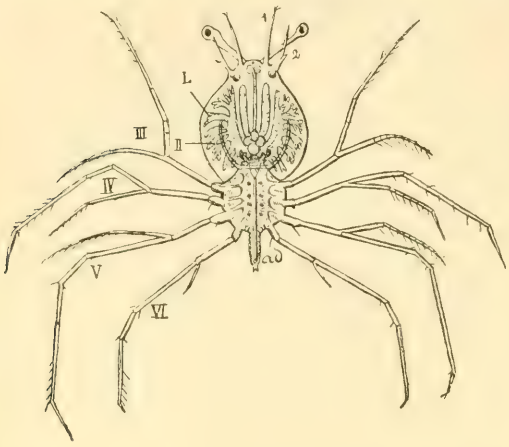


Fig. 307. Junges Phyllosomastadium von Palinurus kurz nach dem Ausschlüpfen (nach Claus, aus Lang's Lehrbuch).
ad Abdomen, *L* Leber, *II—III* zweites und drittes Maxillarfusspaar, *IV—VI* erstes bis drittes späteres Gangbeinpaar.

Die Umwandlung der Phyllosomen in das jüngste Stadium der ausgebildeten Form, welches erheblich kleiner ist als die ältesten Phyllosomen, ist bisher noch nicht direct beobachtet.

Die Palinurusphyllosomen lassen sich von den Scyllarusphyllosomen durch gewisse, zum Theil oben erwähnte Merkmale unterscheiden. In erster Linie sind hier zu erwähnen die zweiten Antennen, welche bei Palinurus die des ersten Paares an Länge übertreffen, bei den lamellicornen Formen dagegen von Anfang an kleiner sind und in späteren Stadien die lamellöse Umbildung erkennen lassen. Ferner ist für die Palinurusphyllosomen charakteristisch das Vorhandensein eines Rudiments des ersten Maxillarfusspaares, und die

vorgeschrittene Ausbildung der Maxillarfüsse und Gangbeine in dem jüngsten aus dem Eie kommenden Stadium. Wenn es so nicht schwer ist, die Palinurusphyllosomen von den übrigen zu trennen, so sind die zahlreichen übrigen Phyllosomen, welche zum Theil sehr merkwürdige Formen aufweisen, nur mit Unsicherheit und vermuthungsweise auf die einzelnen Genera der lamellicornen Loricaten (Scyllarus, Thenus, Ibacus, Paribacus etc.) bezogen worden (vgl. Richters No. 146). Unter letzteren ist ein vermuthlich zu Ibacus gehöriges Phyllosoma von Haswell (No. 131) beschrieben worden. Haswell stellt dasselbe als ein weiteres Entwicklungsstadium von Phyllosoma Duperreyi Guerin dar, welches der Milne-Edwards'schen Gruppe der Lati-

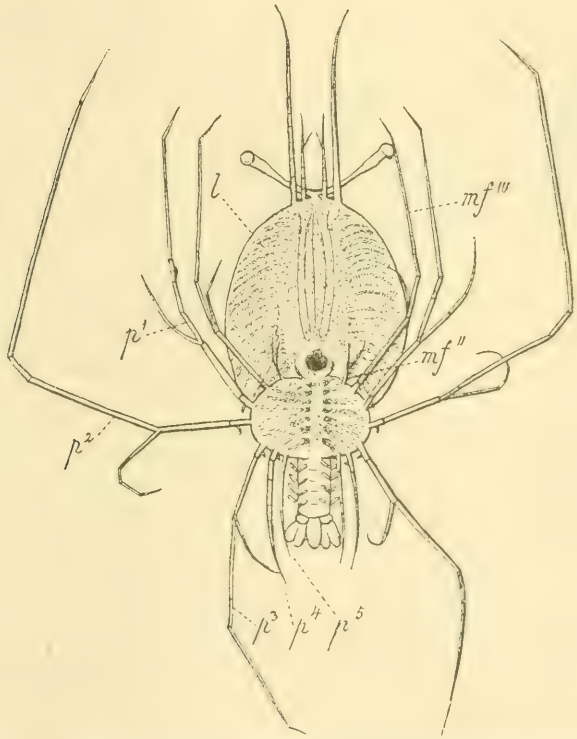


Fig. 308. Aelteres Phyllosomastadium von Palinurus (nach Claus).
l Leberschläuche des Darmcanals, *mf''* zweiter Maxillarfuss, *mf'''* dritter Maxillarfuss, p^1, p^2, p^3, p^4, p^5 erstes bis fünftes Gangbeinpaar.

caudes zugehört, deren Abdomen mit breiter Wurzel als directe Verlängerung des Thorax aus demselben entspringt. Dagegen hat Richters vermuthungsweise die Brevicaudes zu Ibacus und Paribacus bezogen.

Fossile Phyllosomen sind aus den Solenhofener Schiefern bekannt geworden.

F. Thalassiniden.

Die Larven der Thalassiniden (Gebia, Calocaris, Callianassa, Calliaxis), deren Kenntniss wir den Mittheilungen von G. O. Sars (No. 149) und Claus (No. 6, 7 u. 8) verdanken, schliessen

sich in der Körperform durch den Besitz eines langen Stirnstachels, sowie durch die (bei Gebia allerdings fehlende) eigenthümliche Bewaffnung des Abdomens (ein längerer Rückenstachel am zweiten Abdominalsegment, kürzere an den drei folgenden Segmenten) den Carididen larven an. Durch andere Merkmale jedoch wird ihre Metamorphose von besonderem Interesse, insoferne ein vollständiger Uebergang zur Entwicklungsweise der Anomuren und Brachyuren gegeben ist.

Das jüngste Larvenstadium von Gebia (Fig. 309 *A*) ist eine Zoëa, welche sich von den Zoëen der übrigen Macruren vor Allem dadurch unterscheidet, dass hier nur die zwei vorderen Kieferfusspaare (*mf'*, *mf''*) als zweiästige Ruderfüsse zur Function gekommen sind, während das dritte Kieferfusspaar, sowie die vier folgenden Gangbeinpaare als unbeborstete, ventralwärts eingeschlagene Anlagen vorhanden sind, von denen die vier vorderen Paare zweiästig sind, das hinterste Paar aber noch einfach ist. Das fünfte Gangbeinpaar sowie die Pleopodenpaare fehlen noch vollkommen. Das Telson, welches von dem sechsten Abdominalsegmente noch nicht abgetrennt erscheint, stellt eine spatelförmige, am hinteren Rande etwas eingebuchtete und mit Borsten besetzte Platte dar. Die noch unbeweglichen paarigen Augen erinnern an die der Anomurenlarven, insoferne durch eine Verlängerung der Krystallkegel des hinteren Abschnittes ein nach hinten prominirender Vorsprung gebildet erscheint.

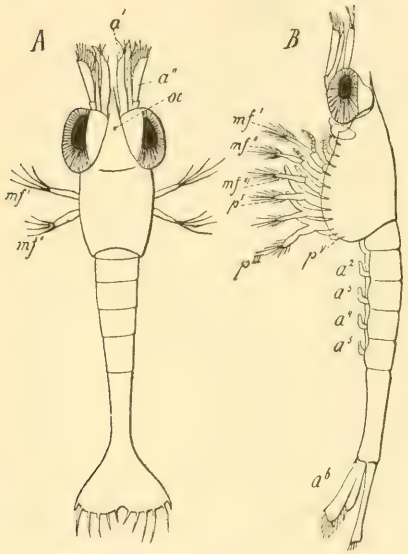


Fig. 309. Zwei Larvenstadien von Gebia littoralis (nach G. O. Sars).

A Zoëastadium (Dorsalansicht), *B* Mysisstadium (Seitenansicht).

a' erste Antenne, a'' zweite Antenne, a^2—a^6 Extremitätenanlagen des zweiten bis sechsten Abdominalsegmentes, *mf'*, *mf''*, *mf'''* erstes, zweites, drittes Maxillarfusspaar, p^1 p^5 erstes bis fünftes Gangbeinpaar, *oc* Naupliusauge.

Die hieraus unter Vermittlung eines Uebergangsstadiums sich entwickelnde Mysisform (Fig. 309 *B*) hat das fünfte Gangbeinpaar, sowie die Pleopodenanlagen mit Ausnahme der des ersten Abdominalsegmentes zur Entwicklung gebracht. An dem III. Maxillarfusspaare, sowie an den drei vorderen Gangbeinpaaren (*mf'''* bis *p'''*) sind die Exopoditen beborstet und functioniren als Ruderfüsse. Dagegen zeigen die Endopoditen dieser Gliedmassen noch völlig embryonalen Habitus; sie sind ungegliedert und entbehren des Borstenbesatzes. Das Telson, welches nun zu einer länglich viereckigen Platte umgebildet ist, weist an seinem hinteren Rande einen kleinen unpaaren Stachel und sieben längere an jeder Seite auf. Die Seitengliedmaassen des Schwanzfächers sind bereits ziemlich entwickelt.

In späteren Stadien gelangen die Endopoditen der Gangbeine zu mächtigerer Entfaltung und machen sich am I. Gangbeinpaare die Scheerenanlagen bemerkbar, während die Exopoditen allmählich rückgebildet werden.

Die Uebereinstimmung in der Metamorphose von Gebia mit der der Anomuren findet sich in der Form der paarigen Augen, des Telsons, der spaltästigen Kieferfüsse und vor Allem in dem Verhalten des dritten Maxillarfusspaares, welches erst im Mysisstadium als Ruderfuss, aber mit noch völlig rudimentärem Endopoditen zur Verwendung kommt. Während in dieser Hinsicht die Larve von Calliaxis mit der Zoëa von Gebia übereinstimmt, nähern sich die Zoëen von Callianassa und Calocaris denen der Carididen, insoferne hier sämmtliche drei Maxillarfusspaare als zweiästige Ruderfüsse functioniren.

Gegenüber den Zügen, welche die Metamorphose der Thalassiniden mit der der Anomuren und Brachyuren verbinden, ist auf die deutliche Ausbildung des Mysisstadiums hinzuweisen; letzteres, für die Metamorphose der Macruren charakteristisch, ist — wie wir sehen werden — in der Entwicklungsreihe der Anomuren und Brachyuren unterdrückt.

Die Zoëa der merkwürdigen Tiefseeform Calocaris Macandreae ist, wie die der übrigen Formen, mit wohlentwickelten, paarigen Augen versehen. Erst nach dem Mysisstadium vollzieht sich die für die ausgebildete Form charakteristische Rückbildung dieses Organs (G. O. Sars No. 149).

Die durch Claus (No. 6, 7) bekannt gewordene Calliaxislarve ist durch eine merkwürdige halsförmige Verlängerung des Kopfabschnittes ausgezeichnet, durch welche sich eine gewisse Aehnlichkeit mit Lucifer herausstellt. Charakteristisch für diese Larvenform, welche von G. Brook (No. 107) als Trachelifer bezeichnet wurde, ist die Verlängerung des Telsons in zwei flügelförmige, hinten bedornte Lappen.

G. Anomuren.

Die Gruppe der Anomuren weist hinsichtlich ihrer Metamorphose ziemlich einheitliche Verhältnisse auf, an welchen in mancher Hinsicht eine Uebereinstimmung mit den Brachyuren zu erkennen ist. In den meisten Fällen ist die jüngste aus dem Ei kommende Larve eine Zoëa (Fig. 310 *A*), an welcher — wie bei den Brachyuren und einigen Thalassiniden (vgl. oben pag. 470) —, die beiden vorderen Maxillarfusspaare als Hauptlocomotionsorgane fungiren. Das dritte Maxillarfusspaar ist nur in der Form völlig rudimentärer Anlagen vorhanden (Fig. 310 *C*). Die aus der Zoëa sich entwickelnde spätere Bildungsstufe (Fig. 310 *B*), welche als dem Mysisstadium der Macruren gleichwerthig betrachtet werden muss, weist bereits sämmtliche Gangbeinpaare und die Anlagen der meisten Pleopodenpaare auf. Die Gangbeine entbehren eines Schwimmfussastes und deuten in ihrer Anlage bereits auf die definitive Gestaltung. Wir werden dies Stadium im Anschlusse an Claus (No. 7) in Uebereinstimmung mit dem gleichgebildeten Stadium der Brachyuren als Metazoëa zu bezeichnen haben. Die Charaktere des Mysisstadiums erscheinen hier unterdrückt. Die Metazoëa muss als Uebergangsform zwischen der Zoëastufe und der jüngsten ausgebildeten Form (Megalopa der Brachyuren) betrachtet werden. Durch ein wichtiges Moment unterscheidet sich die Metazoëa der Anomuren von der der Brachyuren, nämlich durch das Verhalten des III. Maxillarfusspaares, welches hier bei sonst rudimentärer Gestaltung einen wohlentwickelten und als Ruderfuss fungirenden Exopoditen zur Ausbildung bringt, während diese Extremität bei den Metazoëen der Brachyuren noch völlig embryonale Gestaltung aufweist. Durch diese Beiziehung des III. Maxillarfusspaares zur locomotorischen Function schliessen sich die Anomuren an die Carididen an, bei denen dieselbe

allerdings schon im Zoëastadium stattgefunden hat (vgl. pag. 459). Wir müssen dies als ein dem Mysisstadium entlehntes Merkmal bezeichnen, durch welches die Zoëa der Carididen gefälscht wurde, während es bei der Metazoëa der Anomuren als letzter Rest eines verloren gegangenen Mysisstadiums betrachtet werden muss.

Die Entwicklung der Anomuren hat neuerdings durch G. O. Sars (No. 150) eine einheitliche Darstellung erfahren, während einzelne Fragmente derselben schon früher durch Claus (No. 6, 7, 8 u. 113), Spence Bate (No. 98), Dohrn (No. 120), Faxon (No. 126), F. Müller (No. 140), Smith (No. 152) und Andere bekannt geworden waren. Als Typus mag uns die Entwicklung von Eupagurus bernhardus dienen.

Die Zoëa von Eupagurus (Fig. 310 *A*) weist einen ziemlich gedrungenen Körperbau auf und ist vor Allem durch die Gestalt ihres Rückenschildes auffällig, welcher nach vorne in einen langen Rostralstachel ausläuft, hinten dagegen eine tiefe Einbuchtung zeigt, durch welche zwei nach hinten spitz auslaufende Zipfel von einander getrennt werden. Eine ähnliche Grundform des Rückenschildes findet sich bei sämmtlichen Anomurenlarven. Die kurzgestielten, noch unbeweglichen, paarigen Augen sind durch eine schon oben für Gebia (pag. 470) erwähnte Vorwölbung nach hinten bemerkenswerth. Zwischen ihnen erkennt man das Naupliusauge. Die beiden vordersten Abdominalsegmente sind von dem Rückenschilde bedeckt, das sechste Abdominalsegment ist von dem Telson noch nicht abgegliedert. Der hintere Rand der mittleren Abdominalsegmente ist dorsalwärts gezähnt. Das Telson ist durch eine hintere Einbuchtung in zwei flügelförmige Fortsätze getheilt (eine Grundform, welche wir bei den Brachyuren wiederfinden) und jederseits mit sechs Borsten bewaffnet. Die ersten Antennen (a') stellen einfache, ungegliederte, am Ende beborstete Fortsätze dar. An den zweiten Antennen (a'') ist der ungegliederte Endopodit noch mit dem Protopodit continuirlich, während der schmale, an der Innenseite beborstete Exopodit bereits abgegliedert erscheint. Die Mandibeln entbehren der Tasteranlage. Hinter den beiden Maxillenpaaren folgen zwei als Ruder zur Verwendung kommende zweiästige Maxillarfusspaare (mf', mf''), während das dritte Paar (Fig. 310 *C*) nur in Form eines ganz kleinen zweigliedrigen Anhanges an der Ventralfläche angedrückt zu finden ist. Die fünf Gangbeinpaare und die Pleopodenanlagen fehlen noch vollständig.

In einem späteren als Metazoëa (Fig. 310 *B*) zu bezeichnenden Stadium, welches im Habitus noch völlig der Zoëaform gleicht, sind die Anlagen des dritten Maxillarfusspaares (mf''') zu weiterer Entwicklung gekommen. Sie besitzen einen mit Ruderborsten besetzten, zweigliedrigen Exopoditen, welcher gleich dem der beiden vorhergehenden Paare als Schwimmfussast fungirt, während der undeutlich gegliederte Endopodit noch unbeborstet und rudimentär erscheint und noch nicht in Function getreten ist. Den gleichen Charakter weisen die dahinter folgenden Anlagen der fünf Gangbeinpaare (vgl. p^{I}—p^{IV}) auf, von denen die grösste dem ersten Paare angehört und eine deutliche Scheerenanlage zeigt. Eine ähnliche Anlage trägt auch das sehr kleine (auf unserer Abbildung nicht sichtbare) fünfte Gangbeinpaar. An dem Abdomen hat sich die Sonderung des sechsten Abdominalsegmentes vom Telson vollzogen; wir finden jetzt an dem zweiten bis fünften Abdominalsegmente kleine Pleopodenanlagen, während die Anlagen des sechsten Segmentes (a^6) in der Entwicklung weiter vorgeschritten erscheinen. Besonders ist der Exopodit bereits als beborstete Platte angelegt (Fig. 310 *D*, a^6), während der

Endopodit als kleiner Höcker entwickelt und vom Protopodit noch nicht abgegliedert ist. Die Mittelplatte des Schwanzfächers, das Telson, hat eine gestreckte, hinten quer abgestutzte Form, während die im früheren Stadium zu bemerkende Einbuchtung verstrichen erscheint. Auch an den Fühlern und Mundtheilen ist die Entwicklung weiter vorgeschritten. So finden wir jetzt an dem I. Antennenpaare (Fig. 310 *B*, *a'*) die kurzen Anlagen der beiden Endgeisseln, am II. Antennenpaar (*a''*) hat sich der Endopodit abgegliedert und zeigt den beginnenden Zerfall in einzelne Glieder, der Mandibulartaster (*t*) ist als ein kurzer Stummel hervorgesprosst.

Das aus der Metazoëa hervorgehende Jugendstadium kann mit dem Megalopastadium der Brachyuren gleichgestellt werden. Es gleicht in

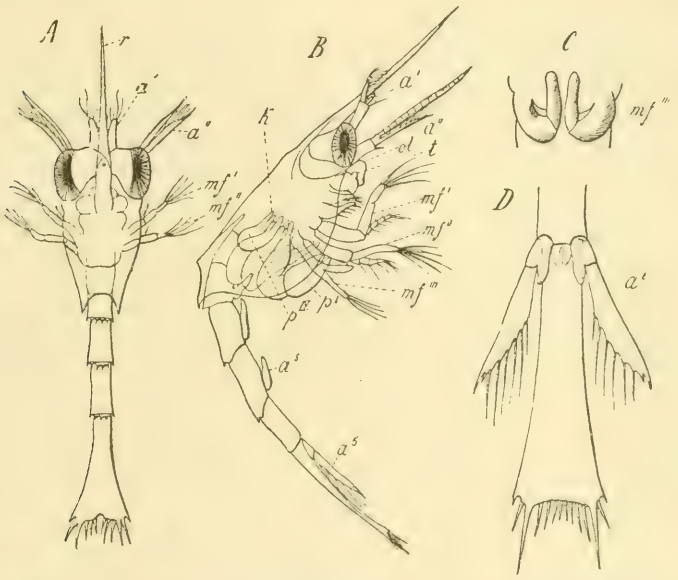


Fig. 310. Larvenstadien von Eupagurus bernhardus (nach G. O. Sars).

A Zoëastadium (Dorsalansicht), *B* Metazoëastadium (Lateralansicht), *C* Ventralansicht des das III. Maxillarfusspaar tragenden Körperabschnittes im Zoëastadium, *D* Schwanzfächer des Metazoëastadiums.

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, a^5 Pleopodenanlage des fünften Abdominalsegments, a^6 Pleopoden des sechsten Abdominalsegments (Uropoden), *mf'*, *mf''*, *mf'''* erstes, zweites, drittes Maxillarfusspaar, p^I—p^{IV} erstes bis viertes Gangbeinpaar, *k* Kiemenanlagen, *ol* Oberlippe, *t* Mandibulartaster, *r* Rostrum.

allen wesentlichen Zügen bereits dem völlig ausgebildeten Thiere mit dem Unterschiede, dass die Augen noch verhältnissmässig gross sind, dass das Abdomen sowie die Extremitäten desselben noch nicht die für die ausgebildete Form charakteristische Rückbildung erfahren haben, und dass die assymmetrische Entwicklung des Körpers noch bei Weitem nicht so deutlich ausgeprägt erscheint. Das Abdomen ist noch nicht spiralig eingedreht, sondern symmetrisch und besteht aus sechs wohlgesonderten Segmenten, an denen (mit Ausnahme des ersten) mit langen Schwimmborsten versehene Pleopoden sich vorfinden. An dem Schwanzfächer, sowie an den Scheeren des I. Gangbeinpaares ist bereits ein gewisser Grad

von Asymmetrie zu bemerken. Die Schuppen der zweiten Antennen sind abgeworfen, die zwei Geisselanlagen der Vorderfühler sind grösser geworden. Die auf dies Stadium folgenden Jugendformen mit noch wenig ausgeprägter Asymmetrie wurden von M. Edwards unter dem Genusnamen Glaucothoë zusammengefasst.

Die Metamorphose von Spiropagurus, sowie von Galathea stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der von Eupagurus überein. Die Zoëen von Spiropagurus unterscheiden sich von den Eupaguruszoëen durch die Form des Telsons, welches hier der hinteren Einbuchtung entbehrt. Die Larven von Galathea, welche denen von Pagurus so sehr gleichen, dass sie vielfach mit ihnen verwechselt wurden, sind daran zu erkennen, dass die beiden nach hinten gerichteten Zipfel des Rückenschildes einen Besatz von kleinen Zähnchen aufweisen. [Vgl. einige hieher gehörige und als Zoontocaris beschriebene Larvenformen bei Spence Bate (No. 100)].

In einzelnen Fällen erleidet die Metamorphose eine nicht unbeträchtliche Abkürzung, indem die Larven erst im Metazoëastadium frei ausschwärmen. Dies ist der Fall bei Galathodes und bei der den Paguriden sehr nahe stehenden Gattung Lithodes. Bei beiden Formen sind die Eier verhältnissmässig gross, und nehmen die ausschwärmenden Larven beträchtliche Dottermassen ins Larvenleben mit, auf deren Kosten die weitere Entwicklung sich vollzieht. Dementsprechend verbleiben bei Galathodes die Mundtheile (ähnlich, wie wir dies oben pag. 461 für Palaemon Potiuna erwähnt haben) in einem auffallend unentwickelten Zustande; sie erscheinen stummelförmig und entbehren des Borstenbesatzes. Bei beiden Formen erscheint die Entwicklung des sechsten Pleopodenpaares (Seitengliedmaassen des Schwanzfächers) gegenüber den übrigen Extremitäten der Abdominalsegmente verzögert. Eine noch viel weiter gehende Rückbildung der Metamorphose findet sich vielleicht bei Birgus latro, wenn nämlich die allerdings nur auf die Aussagen eines Fischers sich stützende Mittheilung von Willemoes-Suhm sich bestätigen sollte, wonach die Jungen dieser Art in einer der ausgebildeten Form sehr nahestehenden Gestalt aus dem Eie schlüpfen.

Die Larven von Munida, deren Metamorphose in allen wichtigen Punkten dem oben geschilderten Typus der Anomurenentwicklung sich anschliesst, sind durch die stärkere Entwicklung der Stachelbewaffnung ausgezeichnet; das Rostrum übertrifft an Länge den übrigen Theil des Rückenschildes, die beiden hinteren Zipfel des letzteren sind in lange Stacheln ausgezogen; ebenso läuft das tiefgegabelte Telson in zwei lange Stachelfortsätze aus.

Eine excessive Entwicklung der Stacheln weist die schon seit Langem als Lonchophorus (Eschscholz) bekannte Porcellanalarve (Fig. 311) auf, deren Entwicklung — von älteren Angaben abgesehen — durch F. Müller (No. 140), Dohrn (No. 121), Claus (No. 8), Faxon (No. 126) und G. O. Sars (No. 150) bekannt geworden ist. Der Stirnstachel ist hier von einer ganz ausserordentlichen Länge. Auch die beiden nach hinten gerichteten, am Ende häkchenförmigen Seitenstacheln sind von beträchtlicher Länge. Das Telson entbehrt hier des hinteren Einschnittes und hat die Form einer rhombischen Platte. In einigen Zügen nähert sich die Metamorphose von Porcellana der der Krabben, so in der Haltung des Abdomens, welches ventralwärts eingekrümmt ist, sowie in der Reihenfolge der Gliedmaassensprossung, welche sich dadurch auszeichnet, dass das dritte Maxillarfusspaar gleichzeitig mit den Gangbeinanlagen (Fig. 311 *mf'''* und *p*) zur Entwicklung kommt. Von den Pleopoden werden zuerst die des zweiten, dritten und

vierten Segmentes angelegt, während die des fünften Abdominalsegmentes und die Seitengliedmaassen des Schwanzfächers erst später entwickelt werden.

Auch die Entwicklung der Sandkrebse (Hippidae Fig. 312), welche durch die Mittheilungen von F. Müller (No. 16), Claus (No. 8), Sidney Smith (No. 152) und W. Faxon (No. 126) bekannt geworden ist, schliesst sich den für die Anomuren geschilderten Verhältnissen im Allgemeinen an, wenngleich sie — ähnlich wie Porcellana — in mancher Hinsicht den Uebergang zu den Brachyuren darbietet. Das jüngste, durch W. Faxon für Hippa talpoidea geschilderte Stadium ist eine Zoëa, deren Rückenschild die später auftretenden Stachelfortsätze nur in der Anlage erkennen lässt. Das Abdomen, welches ventralwärts eingeschlagen getragen wird, zeigt das erste Segment noch undeutlich vom Thorax abgesetzt und das sechste Segment mit dem Telson verschmolzen. Letzteres hat die Gestalt einer hinten abgerundeten und bezahnten Platte. Von Gliedmaassen sind die beiden Fühleranlagen, die Kiefer und die als Ruderbeine verwendeten zwei vorderen Maxillarfusspaare vorhanden, während das dritte Maxillarfusspaar, sowie sämmtliche nach hinten folgenden Gliedmaassen noch völlig fehlen. Aus diesem Stadium geht die von Sidney Smith beobachtete Metazoëa (Fig. 312) hervor, welche die Anlagen des dritten Maxillarfusspaares (*mf'''*) und der vier vorderen Gangbeinpaare (p^{I}—p^{IV}) aufweist. Das fünfte Gangbeinpaar entwickelt sich etwas später. Das dritte Maxillarfusspaar wird nicht als Bewegungsorgan der Larve verwendet. Letzteres ist aber bei der von Claus beschriebenen und auf Albunea bezogenen (No. 8) Larve der Fall. Am Cephalothoraxschild der Hippalarve fehlt der für die Zoëen der Brachyuren so ungemein charakteristische Rückenstachel; dagegen ist ein langes, nach vorne gekrümmtes Rostrum ausgebildet, desgleichen sind die bei allen Anomuren vorkommenden nach hinten reichenden Seitenstacheln vorhanden. Aus der Metazoëa geht nach mehreren Häutungen ein der ausgebildeten Form ungemein ähnliches Megalopastadium hervor, welches sich von letzterer hauptsächlich in der verhältnissmässigen Grösse der Augen und durch das Vorhandensein kräftiger, zweiästiger Schwimmanhänge an dem zweiten bis sechsten Abdominalsegmente unterscheidet.

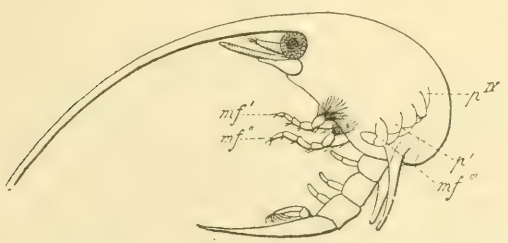


Fig. 312. Metazoëastadium von Hippa talpoidea (nach S. Smith).
mf', *mf''*, *mf'''* erster, zweiter, dritter Maxillarfuss, p^{I}—p^{IV} Anlage des ersten bis vierten Gangbeines.

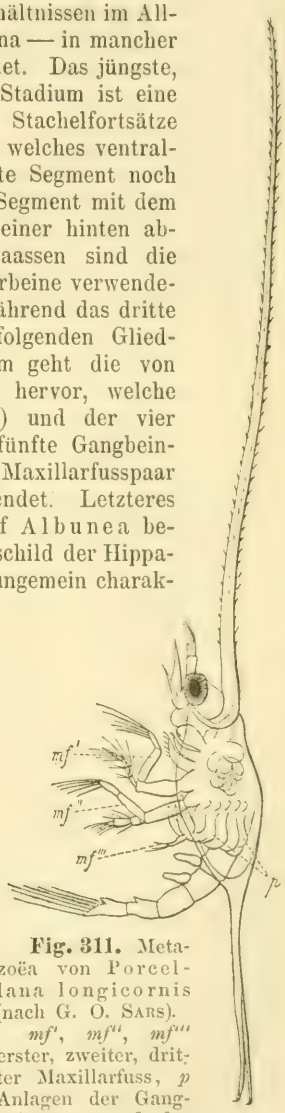


Fig. 311. Metazoëa von Porcellana longicornis (nach G. O. Sars).
mf', *mf''*, *mf'''* erster, zweiter, dritter Maxillarfuss, *p* Anlagen der Gangbeinpaare und der zugehörigen Kiemen.

Auch die Larven der Apteruren (Dromia, Homola), welche durch

Boas (No. 104) und Gourret (No. 130) bekannt geworden sind, schliessen sich denen der Anomuren nahe an. Sie besitzen, zum Unterschiede von den Brachyurenzoëen, einen als Schwimmfussast fungirenden Exopoditen am dritten Maxillarfusspaare; ja, es findet sich sogar bei Dromia ein gleicher Ast am ersten Gangbeinpaare, wodurch der Hinweis auf ein Mysisstadium deutlicher zum Ausdrucke kommt, als dies bei den Anomuren der Fall ist. In der Gestalt des Rückenschildes und des mit zweiästigen Pleopodenpaaren versehenen Abdomens stimmen die Apterurenlarven mit den Anomuren überein.

H. Brachyuren.

Die meisten Brachyuren verlassen das Ei in Gestalt einer Zoëa, welche in der ganzen Gruppe einen sehr übereinstimmenden Habitus beibehält (Fig. 313). Der gedrungene, meist ovale Vorderkörper ist in der Regel durch typische Stachelbildungen ausgezeichnet[1]). Wir unterscheiden einen schräg nach vorne und abwärts sich erstreckenden Stirnstachel, einen der Mitte des Rückenschildes aufsitzenden und schräg nach hinten und oben gerichteten Rückenstachel und ein Paar schräg nach aussen gerichteter Seitenstacheln am hinteren unteren Winkel des Rückenschildes. Dem vorderen Theile des Körpers sitzen die kurzgestielten, grossen Seitenaugen mit breiter Basis auf. Zwischen ihnen findet sich das Naupliusauge. Das bewegliche, als Steuerruder verwendete Abdomen ist ventralwärts und nach vorne eingekrümmt und besteht aus fünf freien Segmenten, während das sechste mit dem Telson noch zu einem Stücke vereinigt erscheint. Jener Abschnitt des Körpers, an welchem in späteren Stadien die Gangbeine zur Entwicklung kommen, erscheint im Zoëastadium noch sehr wenig entwickelt. Er stellt eine ganz kurze, rudimentäre, unter dem Rückenschilde versteckte Körperparthie dar, an welcher die Extremitätenanlagen (Pereiopoden) entweder vollständig fehlen oder nur in der Form kurzer Stummel angelegt erscheinen. In letzterem Falle würden wir das aus dem Eie schlüpfende Stadium vielleicht richtiger als Metazoëa bezeichnen.

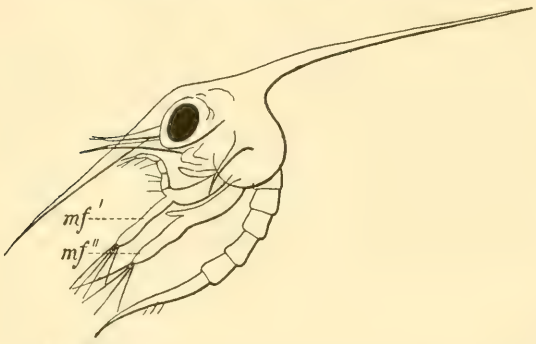


Fig. 313. Zoëa von Thia polita (nach Claus). *mf'* erster Maxillarfuss, *mf''* zweiter Maxillarfuss.

Von den Gliedmaassen sind im Zoëastadium die sieben vorderen Paare deutlich entwickelt und in Function getreten. Die Antennenpaare zeichnen sich allerdings durch eine ungemein einfache Gestalt aus. Die ersten Antennen haben die Gestalt eines kurzen, ungegliederten Fortsatzes, an dessen Ende nur wenige Riechborsten (bei dem jüngsten Stadium von Carcinus maenas nach Spence Bate nur zwei) zur Entwicklung gekommen sind. Die zweite Antenne besteht aus einem Basalabschnitt, welcher in einen oft sehr langen Stachelfortsatz (vgl. Fig. 314 *B*, *st*)

[1]) Weldon hat auf die Bedeutung dieser Stacheln für das Einhalten einer bestimmten Bewegungsrichtung hingewiesen.

ausläuft, der sich in schwächerer Ausbildung auch bei den Anomurenlarven (z. B. Eupagurus) wiederfindet. Ein weiterer abgegliederter, am Ende mit Borsten besetzter Fortsatz muss als Exopodit (Schuppenast) in Anspruch genommen werden. Der Endopodit (Anlage der späteren Geissel) fehlt anfangs vollständig, wird jedoch bald in Form eines kleinen zwischen den genannten Fortsätzen vorwachsenden Höckers angelegt. Die Mandibel besteht noch ausschliesslich aus der Kaulade; der Mandibulartaster fehlt vollständig. Die Maxillen zeigen bereits die für die Decapoden typische Gestaltung (vgl. Fig. 314 *D* und *E*). Die ersten Maxillen besitzen zwei nach innen gerichtete, beborstete Kauladen des Protopodits und einen zweigliedrigen Taster (Endopodit). An den zweiten Maxillen finden wir vier lappenförmige Kaufortsätze des Protopodits, von denen je zwei einem Gliede zukommen, einen breiten, in zwei ähnliche Lappen gegliederten Endopoditen und einen als borstenrandige, noch wenig umfangreiche Athemplatte entwickelten Exopoditen.

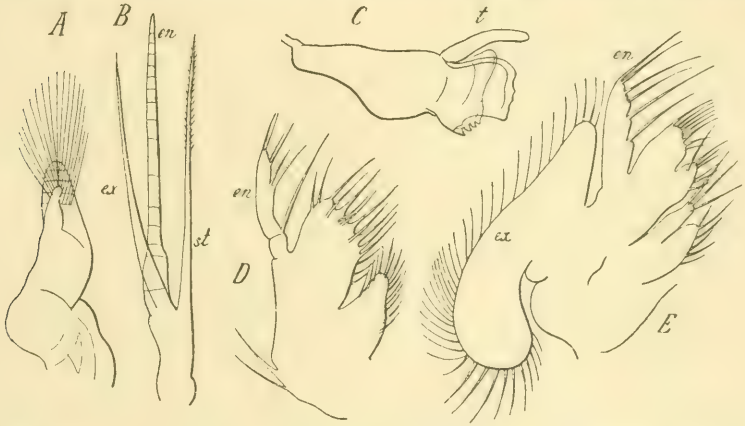


Fig. 314. Gliedmaassen eines älteren Zoëastadiums eines Portuniden (nach Claus). *A* erste Antenne, *B* zweite Antenne, *C* Mandibel, *D* erste Maxille, *E* zweite Maxille. *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *st* Stachelfortsatz, *t* Mandibulartaster.

Die beiden vorderen Maxillarfusspaare (Fig. 313 *mf'*, *mf''*) sind als spaltästige Ruderfüsse zur Entwicklung gekommen. Der Endopodit des ersten Paares zerfällt in fünf Glieder, während der des zweiten Paares mehr rudimentär bleibt und meist aus drei kurzen Gliedern besteht. Die Exopoditen (Geisseläste) sind an ihrem Ende mit langen Schwimmborsten besetzt. Die Anlagen der dahinter folgenden Extremitätenpaare (III. Maxillarfusspaar und I.—V. Gangbeinpaar) scheinen bei manchen Brachyuren in den jüngsten Zoëastadien noch vollständig zu fehlen (z. B. bei Pinnixa nach W. Faxon), in anderen Fällen sind sie in der Form kurzer stummelförmiger Anlagen theilweise oder in vollständiger Zahl (Maja, Inachus) erkennbar. Die Pleopoden fehlen noch vollständig. Das Abdomen ist meist durch eine bestimmte Form der Bewaffnung ausgezeichnet, indem am zweiten Segmente ein Paar nach vorn gerichteter Stacheln, an den drei folgenden Segmenten je ein Paar nach hinten gerichteter Stacheln zu erkennen ist. Das Telson zeigt in der Regel eine charakteristische Gabelform und läuft nach hinten jederseits in einen langen Stachel aus. An der Innenseite der beiden Fortsätze des Telsons erkennt man in den meisten Fällen drei stärkere Borsten.

Die hier geschilderte Form der typischen Brachyurenzoëa unterliegt in einzelnen Fällen nicht unbedeutenden Variationen, welche sich hauptsächlich auf die Gestalt und Entwicklung der Stachelfortsätze, sowie auf die Form des Telsons beziehen. So sind bei Gelasimus die Stachelfortsätze des Rückenschildes ungemein kurz. Bei Achaeus fehlt der Stirnstachel, sowie die Seitenstacheln, während ein kurzer Rückenstachel erhalten ist. Bei Inachus fehlt ebenfalls der Stirnstachel (Claus No. 8, Gourret No. 130). Bei Maja sollen nach Couch, sowie bei Eurynome nach Kinahan sämmtliche Stachelfortsätze fehlen. Dagegen hat Claus an der Zoëa von Maja einen langen Stirnstachel beobachtet. Bei einer von Dohrn (No. 121) als Fissocaris beschriebenen Larve mit langem Stirnstachel und zwei Paaren von umfänglichen Seitenstacheln fehlt der Rückenstachel. In anderen Fällen können Rücken- und Stirnstachel ungeheuer lang werden und mit ballonförmigen Auftreibungen enden. Solche mit nach hinten abstehenden Seitenstacheln versehene Larven wurden von Claus (No. 8) als Pluteocariden bezeichnet. Eine als Pterocaris unterschiedene Zoëaform ist durch flügelförmige Auftreibung der Seitentheile des Panzers und durch die daraus resultirende querverbreiterte Form merkwürdig.

Manche Zoëen von Brachyuren sind durch die mächtige Entwicklung des obenerwähnten Stachelfortsatzes der zweiten Antenne ausgezeichnet, so die von Xantho rivulosus (nach Gourret No. 130) und die von Panopaeus Sayi (W. Faxon No. 125), wo derselbe an Länge dem mächtigen Frontalstachel gleichkommt.

Wenn das jüngste Zoëastadium das Ei verlässt, so befindet es sich nicht in vollkommen freiem Zustande, sondern es erscheint noch von einer etwas lose abstehenden embryonalen Larvenhaut (vgl. oben pag. 323) umgeben, welche von Conn als Cuticula des während des embryonalen Lebens durchlaufenen Protozoëastadiums in Anspruch genommen worden ist. Erst nach einer meist sehr bald erfolgenden Häutung kommt die Zoëa zur freien Entfaltung. Aehnliche Verhältnisse finden wir auch bei vielen anderen Decapoden (z. B. bei allen Anomuren und manchen Macruren). Auf das morphologische Interesse, welches das Studium dieser Larvenhaut darbietet, hat F. Müller (No. 16) aufmerksam gemacht, indem er sagt, dass der Schwanz dieser jüngsten Larvenhülle bei Achaeus und vielleicht auch bei Maja an die Garneelenlarven erinnert. Später ist das Studium der Larvencuticula besonders von Paul Mayer (No. 137) zur Ableitung der verschiedenen Formen des Telsons und zu phylogenetischen Feststellungen verwerthet worden. Neuere Mittheilungen über diese Larvenhaut rühren von W. Faxon (No. 125) und Conn (No. 114 u. 115) her. Stets fehlen an der Larvenhaut die Stachelfortsätze des Rückenschildes. Diese werden unter der Larvencuticula häufig in fernrohrartig eingezogenem Zustande angelegt. Während in der Gruppe der Grapsoideen (Sesarma) die Larvenhaut hinsichtlich der übrigen Verhältnisse einen ziemlich getreuen Abguss der daraus hervorgehenden Zoëa darstellt, zeigt dieselbe bei den meisten übrigen Brachyuren nicht unerhebliche Abweichungen. Vor Allem erscheinen die Antennen an der Larvenhaut in einer höheren Stufe der Ausbildung. Die erste Antenne besteht aus einem Schaft und zwei beborsteten Endästen, von denen der eine von beträchtlicher Länge erscheint. Die zweite Antenne ist vor Allem durch das Vorhandensein mächtiger, behaarter Fortsätze des Exopoditen merkwürdig. Von den übrigen Körpertheilen ist hauptsächlich die Schwanzgabel durch das Vorhandensein von meist sieben behaarten Borsten an jeder Seite charakterisirt. Letztere Zahl scheint für die Beborstung des Telsons die im ganzen Kreise der Decapoden typische zu sein, und liefert das Studium der

eben ausgeschlüpften Zoëen vor Abstreifung der Larvenhaut werthvolle Anhaltspunkte für die Zurückführung der im späteren Stadium oft abweichenden Gestaltung des Telsons auf die genannte Grundform (Paul Mayer).

Die aus der Zoëa zunächst hervorgehenden späteren Entwicklungsstadien, welche bisher meist mit dem gleichen Namen bezeichnet wurden, aber mit Claus passender als Metazoëa (No. 7) benannt werden, schliessen sich in den allgemeinen Gestaltungsverhältnissen (vgl. das etwas jüngere Stadium Fig. 315) noch völlig an die Zoëa an, unterscheiden sich von letzterer jedoch durch die höhere Ausbildung der Extremitätenanlagen. An den ersten Antennen (Fig. 314 *A*) erkennen wir nun einen ungegliederten, durch die Anlage des Gehörorgans blasig aufgetriebenen Stamm und zwei Geisselanlagen, von denen die innere noch kurz und ungegliedert erscheint, während die mit Riechfäden besetzte äussere Geissel an ihrem Ende in kurze Ringel zerfallen ist. Die zweiten Antennen (Fig. 314 *B*) haben die Geisselanlage (Endopodit) zur mächtigen Entwicklung gebracht; dagegen hat sich der weiche Körperinhalt aus dem Stachelfortsatz und Exopoditen zurückgezogen, zum Zeichen, dass diese Anhänge mit der nächsten Häutung verloren werden. An der Mandibel (*c*) ist ein fingerförmiger, noch ungegliederter Mandibulartaster zur Entwicklung gekommen. Verhältnissmässig geringere Veränderungen haben die beiden Maxillenpaare (*D* und *E*) erlitten, während an den beiden vorderen Maxillarfusspaaren der Exopodit an seinem Ende in kurze Glieder zertheilt und mit zahlreichen Ruderborsten besetzt erscheint. Die Anlagen des III. Maxillarfusspaares und der fünf Gangbeinpaare (Fig. 315 III—VIII) sind nun schon als ziemlich umfangreiche Anhänge entwickelt. Sie entbehren aber noch des Borstenbesatzes und sind noch nicht in Function getreten, sondern werden nach vorne an die Ventralseite angedrückt getragen. Diese Anlagen entwickeln sich direct nach der Richtung der späteren definitiven Gliederung. So zeigt das III. Maxillarfusspaar bald sämmtliche Abschnitte der späteren definitiven Gliedmaasse, einen zweigliedrigen Exopoditen und die auch an den drei nachfolgenden Beinpaaren zur Entwicklung kommenden Kiemenanhänge. Von den Gangbeinen kommt das vorderste Paar mit der Scheerenanlage zur mächtigsten Ausbildung. Am Abdomen sind nun

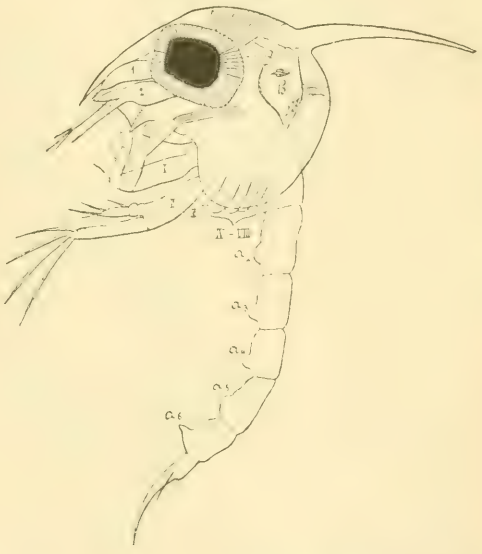


Fig. 315. Zoëa von Maja nach der Häutung (nach Claus, aus Lang's Lehrbuch).

1, *2* erste und zweite Antenne. *I*, *II*, *III* erster bis dritter Maxillarfuss, *IV—VIII* erstes bis fünftes Gangbeinpaar, a_2—a_6 zweites bis sechstes Pleopodenpaar, *h* Herz.

auch schon die Pleopoden als undeutlich zweigliedrige Anhänge entwickelt, während die des sechsten Paares noch einfache Stummeln darstellen. An den Gangbeinpaaren kommt ein Geisselast (Exopodit) nicht zur Entwicklung. Das Mysisstadium ist demnach in der Metamorphose der Brachyuren unterdrückt und durch das Metazoëastadium ersetzt. Wir haben hier einen interessanten Fall von Vereinfachung des Entwicklungsablaufs.

Das Metazoëastadium geht in die als Megalopa (Fig. 316 *A* und *B*) bezeichnete Jugendform der Brachyuren über, welche den Uebergang von der pelagischen zur kriechenden Lebensweise vermittelt und in den wichtigsten Punkten der Gliederung bereits mit der ausgebildeten Form übereinstimmt. Nach dem Verhalten des Abdomens steht die Megalopa

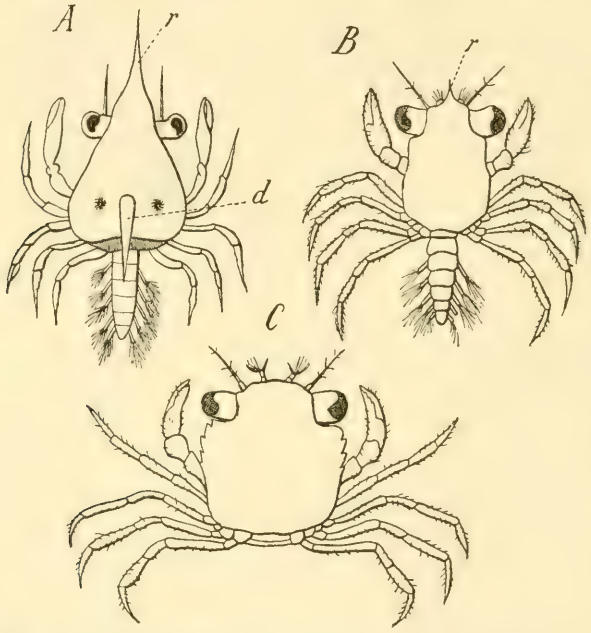


Fig. 316. Drei Entwicklungsstadien von Carcinus maenas.

A jüngeres und *B* älteres Megalopastadium, *C* junge Krabbe. (*A* nach Spence Bate, *B* und *C* nach Brook).

d Rückenstachel, *r* Rostrum.

ungefähr auf dem Stadium eines ausgebildeten anomuren Decapoden. Der Vorderleib mit den Gliedmaassen trägt bereits den typischen Brachyurencharakter. Doch tragen die jüngsten Megalopastadien in den meisten Fällen am Rückenschild noch Spuren der früher vorhandenen Zoëastacheln (Fig. 316 *A*). Die Gliedmaassen sind nun schon in der definitiven Form entwickelt; die Maxillarfüsse haben die Function von Locomotionsorganen verloren und sind im Verhältniss von geringerer Grösse. Dagegen sind die Gangbeinpaare zu mächtiger Entwicklung gekommen. Das Abdomen wird noch nach hinten gestreckt getragen und zeigt die Pleopoden in der Form mit langen Borsten besetzter Schwimmfüsse entwickelt, an denen allerdings nur ein Stammglied und eine ovale beborstete Endplatte (Exopodit) zu unterscheiden sind, während der

ganz kurze, mit Häkchen versehene Endopodit als Retinaculum eine Verbindung und in Folge dessen gleichzeitige Bewegung des rechten und linken Fusses bewerkstelligt. Das gabelige Telson der Zoëa ist in eine rundliche Schwanzplatte übergegangen.

Die verschiedenen Brachyurenmegalopen zeigen ebenfalls im Einzelnen ziemliche Variationen, auf welche Dana verschiedene Genera (Marestia, Monolepis, Cyllene, Triloba) begründete. Hinsichtlich der noch vorhandenen Reste der Zoëastacheln zeigen die jüngsten Megalopen der verschiedenen Formen ein abweichendes Verhalten. Während dieselben nach Spence Bate (No. 97) bei Carcinus Maenas noch ansehnlich erhalten sind, erscheinen sie in anderen Fällen mehr rückgebildet, können sogar (Portunus) an dem jüngsten aus der Metazoëa sich entwickelnden Megalopastadium vollkommen fehlen.

Die Megalopa geht allmählich unter mehrfachen Häutungen in die ausgebildete Form (Fig. 316 *C*) über. Die Veränderungen während dieser Periode, welche von Brook (No. 106) für Carcinus maenas geschildert worden sind, beziehen sich auf Aenderungen in der Gestalt des Rückenschildes und auf die für die Brachyuren typische Rückbildung des Abdomens, welches von nun an ventralwärts eingeschlagen getragen wird.

Während die Metamorphose der weitaus meisten Brachyuren in der geschilderten Weise abläuft, erleidet sie doch in einzelnen Fällen durch Ausfall bestimmter Stadien eine beträchtliche Abkürzung. Ein interessanter Fall dieser Art liegt für Pinnixa vor, bei welcher Form sich aus dem Metazoëastadium bei der letzten Häutung derselben direct eine junge Krabbe entwickelt, so dass bei dieser Form das Megalopastadium vollständig in Ausfall gekommen ist (W. Faxon No. 126).

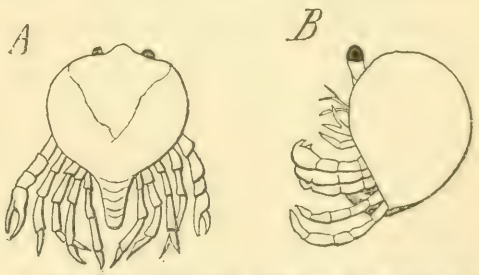


Fig. 317. Jüngstes aus dem Ei schlüpfendes Stadium von Telphusa fluviatilis (nach Mercanti).
A Dorsalansicht, *B* Seitenansicht.

In anderer Weise erscheint die Metamorphose einiger Landkrabben und der Süsswasserkrabben abgekürzt. Wir wissen durch Westwood (No. 156), dass die Jungen einer Gecarcinus-Art das Ei in einem Zustande verlassen, in welchem sie, wenn man von dem Mangel der Pleopoden absieht, vollkommen der ausgebildeten Form gleichen. Dagegen fand Thompson bei anderen Gecarcinusarten, dass die Jungen als Zoëen aus dem Ei schlüpfen. In ähnlicher Weise verhalten sich auch andere Landkrabben (Ocypoda, Gelasimus); es scheint demnach, dass bei den meisten landbewohnenden Krabben die Metamorphose keine Abkürzung erfahren hat, und dass die jungen Zoëen in das Meer abgesetzt werden, womit die regelmässigen Wanderungen der Landkrabben nach dem Meere in Zusammenhang stehen (F. Müller No. 16).

Dagegen stimmt es mit dem Verhalten der übrigen im Süsswasser lebenden Decapoden (z. B. Palaemonetes, Astacus etc.) überein, dass die Süsswasserkrabben eine Abkürzung der Metamorphose erlitten haben.

Wir wissen dies durch F. Müller für Trichodactylus (No. 143), durch Göldi (No. 129) für Dilocarcinus und durch Mercanti (No. 139) für Telphusa. Hier kommen die Jungen (Fig. 317) in einer Form aus dem Ei, welche dem ausgebildeten Zustande nach jeder Hinsicht bereits sehr ähnlich ist. Die Augen erscheinen noch verhältnissmässig gross, der Cephalothorax durch die Anwesenheit von Nahrungsdottermassen im Inneren stark aufgetrieben. Das Abdomen entbehrt der Pleopoden. Bei Dilocarcinus sind die einzelnen Abdominalringe noch völlig getrennt und haben noch nicht die für die ausgebildete Form charakteristischen Verschmelzungen eingegangen.

11. Stomatopoden.

Die Stomatopoden stellen einen Zweig der höheren Crustaceen dar, welcher sich sehr frühzeitig von der gemeinsamen Wurzel des Malacostrakenstammes abgetrennt hat und in dessen Organisation neben eigenartigen Entwicklungsformen sich sehr ursprüngliche Charaktere erhalten haben. Zu letzteren haben wir das lange, mit zahlreichen Spaltenpaaren versehene Rückengefäss, sowie das Verhalten des Rückenschildes zu rechnen, welcher die Segmente der Kieferfüsse zwar dorsalwärts überdeckt, aber mit denselben keine Verwachsung eingeht. Als ursprünglicher Charakter ist vielleicht auch das Vorhandensein von 10 Paaren segmental angeordneter Leberschläuche zu betrachten, welche zum Theil dem Abdomen angehören. Ueberhaupt ist die Einlagerung wichtiger innerer Organe (Leberschläuche, Genitalorgane, Herz) in das mächtige Abdomen ein unterscheidender Charakter der Stomatopoden gegenüber den übrigen Malacostraken, bei denen dieser Körperabschnitt zu einem fast ausschliesslich musculösen, der Bewegung dienenden Organ umgebildet ist.

Dementsprechend zeigt auch die Metamorphose der Stomatopoden eigenartige Charaktere, wenngleich eine gewisse gleichgerichtete Entwicklungstendenz gegenüber den anderen Malacostraken nicht zu verkennen ist. Unsere Kenntniss der Stomatopoden-Metamorphose ist trotz der grundlegenden Arbeiten von Claus (No. 87) und Brooks (No. 83 und 84) noch immer eine ziemlich lückenhafte, besonders insoweit es sich um die ersten, aus dem Ei schlüpfenden Stadien, sowie um die Zurückführung der oft stark variirenden Larvenformen auf die zugehörigen, weniger variirenden Geschlechtsthiere handelt. Im Allgemeinen können wir zwei, allerdings durch Zwischentypen mit einander verbundene Larventypen unterscheiden, welche früher als besondere Genera: Erichthus und Alima aufgeführt wurden. Von diesen zeigt die Erichthusform die ursprünglicheren Verhältnisse der Metamorphose, so dass wir sie in der Schilderung voranstellen.

Die jüngsten bekannt gewordenen Stadien der Erichthusreihe, welche wahrscheinlich in dieser Form aus dem Ei entschlüpfen, werden als Erichthoidina bezeichnet. Die jüngste, durch Fr. Müller und Claus (No. 87) bekannt gewordene Larve von 2 mm Länge lässt drei Körperregionen erkennen: eine vorderste ungegliederte, cephalische Region, welche die Augen, Fühler und Mundtheile trägt und die nach hinten vorragende Duplicatur des Rückenschildes entwickelt, eine mittlere aus acht Segmenten bestehende Thoraxregion, von welcher die fünf vorderen Segmente copepodenähnliche Spaltbeine tragen, während dieselben sowie die drei hinteren, gliedmaassenlosen Segmente unter dem Rückenschilde

versteckt liegen. Die hinterste Körperregion, das noch völlig ungegliederte Abdomen, ist in der Form einer flachen Schwanzplatte entwickelt. Der Rückenschild erinnert in seiner Bewaffnung an die Protozoëastadien von Lucifer. Wir erkennen ein nach vorne vorspringendes Rostrum, einen kurzen, unpaaren, am hinteren Rande vorspringenden Medianstachel, sowie zwei längere, hintere Seitenstacheln (Vgl. Fig. 318 *A*). Neben dem Naupliusauge sind bereits die gestielten paarigen Augen an der Unterseite des Rückenschildes eingefügt. Die beiden Antennenpaare sind

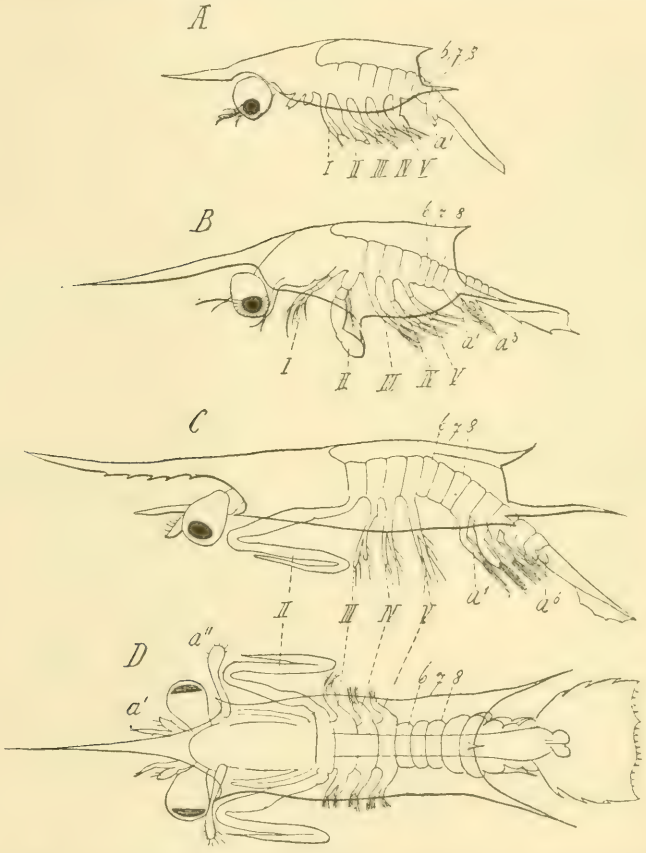


Fig. 318. Verschiedene auf einander folgende Erichthoidinastadien (nach Claus).

a' erste Antenne, a'' zweite Antenne, a^1—a^6 erstes bis sechstes Pleopodenpaar, *I*—*V* erstes bis fünftes Maxillarfusspaar, *6*, *7*, *8* sechstes bis achtes, in diesen Stadien gliedmaassenloses Thoraxsegment.

noch kurz, einästig. Die Mandibel entbehrt des Tasteranhanges, die beiden Maxillenpaare sind in sehr rudimentärer Form als kleine Lappen vorhanden. Die nun folgenden fünf Schwimmfusspaare (Fig. 318 *A*, *I*—*V*), welche zweiästig und an den Enden mit Ruderborsten besetzt sind, entsprechen den späteren fünf Maxillarfusspaaren, während die darauf folgenden drei gliedmaassenlosen Segmente (*6*, *7*, *8*) später die spaltästigen Gangbeine tragen. Das vorliegende Stadium zeigt demnach sämmtliche

Thoraxsegmente, deren fünf vordere mit Gliedmaassen versehen sind, vollkommen gesondert, während das Abdomen noch ungegliedert erscheint. In den nun folgenden Stadien werden die Abdominalsegmente der Reihenfolge nach angelegt. Gleichzeitig sprossen aber auch die zugehörigen Pleopodenanlagen hervor, während an den drei letzten Thoraxsegmenten noch lange keine Spur von Gliedmaassenanlagen zu bemerken ist. Es ergiebt sich hieraus, dass für die Stomatopodenmetamorphose die ursprüngliche Reihenfolge der Segmentknospung von vorne nach hinten eingehalten wird, während für die Gliedmaassenknospung diese Reihenfolge durch das späte Auftreten der Extremitätenanlagen an den drei hintersten Thoraxsegmenten unterbrochen erscheint.

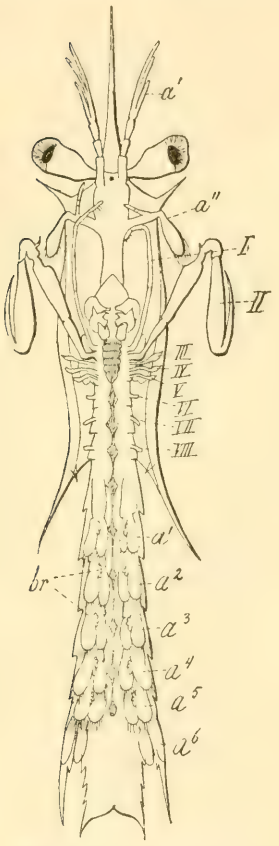


Fig. 319. Aelteres Erichthusstadium (nach Claus). *a'* erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *I*—*V* Kieferfusspaare, *VI*—*VIII* Anlagen der drei Gangbeinpaare, a^1—a^6 erstes bis sechstes Pleopodenpaar, *br* Kiemenanlagen.

Das nächste Stadium (von 3 mm Länge) (Fig. 318 *A*) zeigt das erste Abdominalsegment abgesondert und an demselben bereits die noch borstenlose Anlage des ersten Pleopodenpaares hervorgesprosst (a_1). An den vorderen Antennen ist die Anlage einer Nebengeissel als kurzer conischer Fortsatz zu erkennen. Auch an den fünf Ruderfusspaaren sind Veränderungen zu bemerken. Besonders an dem zweiten dieser Extremitätenpaare zeigt sich der Endopodit als Anlage des späteren mächtigen Raubfusses vergrössert.

In den nun folgenden Stadien (Fig. 318 *B*, *C*) werden allmählich die einzelnen Abdominalsegmente, sowie die zugehörigen Extremitätenanlagen der Reihenfolge nach producirt. Hierbei erscheinen die vorderen Pleopodenpaare bereits als lamellöse, zweiästige, mit Borsten versehene Anhänge entwickelt, während die der hinteren Segmente noch mehr rudimentäre Gestalt (a_1—a_6) aufweisen. Auch das sechste Pleopodenpaar (a_6), welches später als Seitengliedmaasse des Schwanzfächers zu mächtiger Entfaltung kommt, macht hievon keine Ausnahme, sondern wird zuletzt in einer den übrigen Pleopodenanlagen vollkommen gleichen Weise erzeugt.

Inzwischen erfahren die Extremitäten der vorderen Körperabschnitte — vor Allem die der Maxillarfussregion — wichtige Veränderungen. An den vorderen Antennen (Fig. 318 *D*, *a'*) kann man einen deutlich dreigliedrigen Schaft, einen kürzeren, mit Riechborsten besetzten Aussenast und einen längeren Innenast (die später entstandene Anlage der Nebengeissel) unterscheiden. Die zweiten Antennen zeigen neben der aus dem Endabschnitt hervorgegangenen Fächerplatte die knospenförmige Anlage einer Geissel. Während die Mandibeln noch lange des Tasters entbehren, erscheinen an den beiden Maxillenpaaren kurze Tasteranlagen. Von den Maxillarfüssen (Fig. 318 *B*, *C*, *D*, *I* und *II*) wandeln sich die beiden

vorderen nach der Richtung der definitiven Gestaltung um; der als Schwimmfussast fungirende Exopodit wird rückgebildet und geht schliesslich vollkommen verloren, während der Innenast des ersten Paares verhältnissmässig klein bleibt und an seinem Endabschnitt die Anlage einer kleinen Greifzange allmählich zur Entwicklung bringt. Der Endopodit des zweiten Paares dagegen wird frühzeitig zu dem mächtigen Raubfusse umgebildet. Gleichzeitig sprossen an den Basalgliedern beider Extremitätenpaare die rundlichen, noch unbehorsteten Epipodialplatten. Die drei folgenden Spaltfusspaare unterliegen inzwischen einem ungemein interessanten Rückbildungsprocesse, durch welchen die Umwandlung derselben in die definitive Form eingeleitet wird. Während auch hier der Exopodit allmählich völlig verschwindet, geht der Endopodit in die Form eines unbehorsteten, ungegliederten Rudimentes über, aus welchem erst in den späteren Stadien die definitive, mit kurzer Greifhand endigende Gliedmaasse hervorgebildet wird. Ja, die Rückbildung dieser drei Extremitätenpaare kann so weit gehen, dass dieselben vollständig verschwinden, um erst in späteren Stadien gleichzeitig mit den Extremitätenanlagen der drei folgenden Thoraxsegmente (des VI. – VIII. Thoraxsegmentes) wieder hervorzuknospen. Im letzteren Falle liegt uns dann eine Larvenform vor, welche durch den Besitz der sieben vorderen Extremitätenpaare und den Mangel der dahinter folgenden sechs Thoraxbeinpaare mit der Zoëa der übrigen Malacostraken eine gewisse Uebereinstimmung aufweist, und welche daher als Pseudozoëa (Fig. 320) der Stomatopoden bezeichnet worden ist. Letzterer zuerst von Fritz Müller beschriebene Larventypus kommt nach Claus vor Allem bei jenen Larvenreihen vor, welche den Gattungen Pseudosquilla und Gonodactylus zugehören und welche von Brooks als Pseuderichthus und Gonerichthus bezeichnet wurden; er findet sich jedoch nach Brooks auch in der Entwicklungsreihe der zur Gattung Lysiosquilla führenden Lysierichthen.

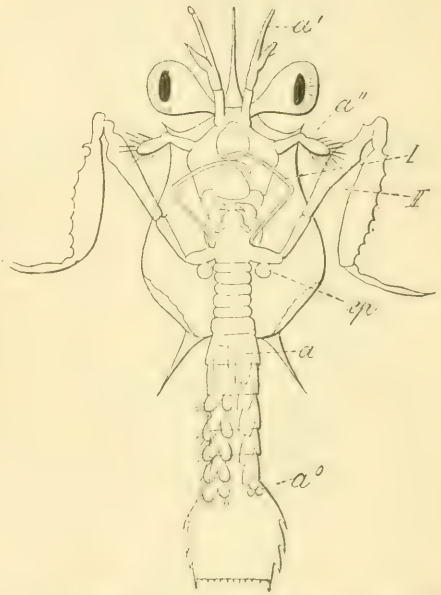


Fig. 320. Squilloidlarve (sog. Pseudozoëa) (nach Claus).

a' erste Antenne, a'' zweite Antenne, *I*, *II* erstes und zweites Maxillarfusspaar, *ep* Epipodialanhang, $a^1 - a^6$ erstes bis sechstes Pleopodenpaar.

Spätere Entwicklungsstadien, welche sich durch die Ausbildung des sechsten Pleopodenpaares zu den Seitengliedmaassen des Schwanzfächers auszeichnen, vermitteln den Uebergang zum eigentlichen Erichthusstadium (Fig. 319), indem die drei hinteren Maxillarfusspaare allmählich in der definitiven Gestalt hervorsprossen und gleichzeitig die bisher noch fehlenden Extremitätenpaare der drei letzten Thoraxsegmente als Knospen

angelegt werden. Wenn an den drei letzten Maxillarfusspaaren die Anlage der rundlichen Greifhand zu erkennen ist, und die Extremitäten der drei letzten Thoraxsegmente als bald zweiästig werdende Schläuche zu erkennen sind, so erscheint das Erichthusstadium erreicht, welches demnach bereits sämmtliche Extremitätenpaare der ausgebildeten Form besitzt. Der Uebergang in die geschlechtsreife Form vollzieht sich ganz allmählich, indem das Abdomen stetig an Grösse zunimmt und an den Exopoditen der Abdominalextremitäten die Kiemenschläuche (*br*) hervorsprossen. Jene Larvenformen, welche diesen Uebergang zur geschlechtsreifen Form vermitteln, werden, wenn sie breit und gedrungen erscheinen und den Habitus der Erichthusform beibehalten haben, als Squillerichthus bezeichnet, während gewisse Entwicklungsreihen, welche schon im Erichthoidina- und Erichthusstadium durch ihre schlanke Gestalt auffallen, aus letzterem in ein dem Habitus nach der ausgebildeten Form ähnlicheres Squilloidstadium (Claus) eintreten.

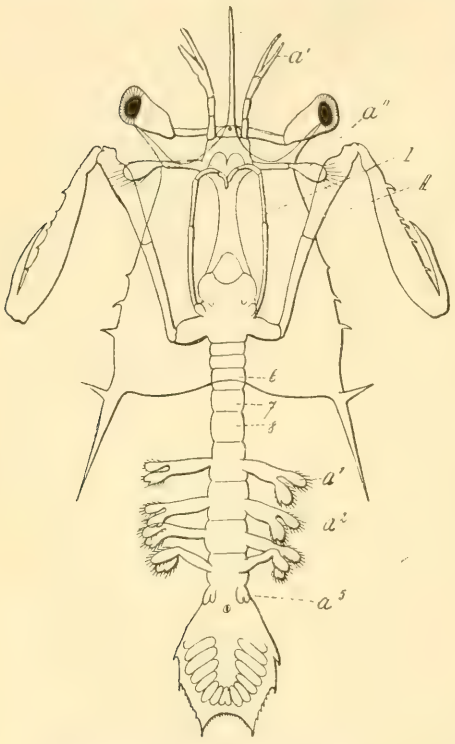


Fig. 321. Junge Alimalarve (nach Brooks).

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *I*, *II* erster und zweiter Maxillarfuss, *6*, *7*, *8* sechstes bis achtes Thoracalsegment, a^1—a^5 erstes bis fünftes Pleopodenpaar.

Eine zweite Entwicklungsreihe der Stomatopoden ist als die der Alimaformen bezeichnet worden. Die Alimalarven (Fig. 321) unterscheiden sich durch ihre bedeutende Grösse, durch die gestreckte Körperform, durch den flach ausgebreiteten Cephalothoraxschild, welcher gewöhnlich die hinteren Thoraxsegmente nicht überdeckt, durch die weit nach hinten gerückte Lage des Mundes und durch ein Zurücktreten des Vorderrandes des Rückenschildes, wodurch es bewirkt wird, dass die Insertionsstelle der Augenstiele dorsalwärts bloss vom Rostrum überdeckt erscheint. Keines dieser Merkmale ist für die Unterscheidung der Alima von den Erichthusformen völlig stichhaltig. Ja, es finden sich Formen, welche durch den nach vorne gerückten Mund und die Bedeckung sämmtlicher Thoraxsegmente durch den Rückenschild sich an Erichthus anschliessen, während sie durch die freie Lage der Augenstiele und die Abflachung des Cephalothorax Alimacharaktere aufweisen. Diese Uebergangs-Formen hat man als Alimerichthus unterschieden.

Die jüngsten bekannt gewordenen Alimastadien (Fig. 321) schliessen sich sehr nahe an die oben für die Erichthusreihe geschilderte Pseudozoëa an. Die vorderen Antennen zeigen bereits die Anlagen der Nebengeissel, während an der mit ovaler Platte endenden

zweiten Antenne die Geisselanlage noch fehlt. Von den Maxillarfüssen sind die des ersten Paares (*I*) in gestreckter Tasterform, die des zweiten Paares (*II*) in der definitiven Raubfussform entwickelt. Die drei folgenden Maxillarfusspaare (III.—V. Maxillarfusspaar), sowie die drei spaltästigen Gangbeinpaare fehlen noch vollständig. Die Segmente dieser letzteren können noch undeutlich gesondert sein. Von den Pleopoden sind die vier vorderen Paare wohl entwickelt, während das fünfte und sechste Abdominalsegment noch kaum in der Anlage vorhanden sind und der Extremitätenanlagen noch entbehren. Es scheint, dass die Alimalarven in der beschriebenen Form (vgl. die Note von P. Mayer No. 138, pag. 219) aus dem Ei entschlüpfen; hiernach würde die Metamorphose der Alimareihe als eine durch Unterdrückung der Erichthoidinastadien abgekürzte erscheinen. Die weitere Entwicklung verläuft bei den Alimaformen in übereinstimmender Weise, wie bei den Erichthusformen.

Die Zurückführung einzelner Entwicklungsreihen auf bestimmte Gattungen und Arten der Stomatopoden ist bei der Schwierigkeit der Beschaffung continuirlicher Entwicklungsserien noch kaum durchzuführen. Doch muss es nach den Ausführungen von Brooks (No. 84) als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass die Alima- und Alimerichthusformen die Larven der Gattung Squilla darstellen. Wenigstens ist es W. Faxon gelungen, aus einer vorgeschrittenen Alima das Jugendstadium von Squilla empusa zu erziehen. In Alimerichthus glaubt Brooks die Larven der mit Squilla mikrophthalma näher verwandten Arten erkennen zu können. Viel schwieriger zu entscheiden ist die Frage, in welcher Weise sich die vielfach ineinander übergehenden Erichthusformen auf die übrigen Stomatopodengenera vertheilen. Doch hat schon Claus gewisse Erichthusformen mit hohem, seitlich comprimirtem Stirnstachel und kurzem Schalenpanzer (Pseuderichthus Brooks) auf die Gattung Pseudosquilla bezogen, während er ähnliche durch den seichtgewölbten Rückenschild, die Länge des Rostrums und der einander nahegerückten hinteren Seitenstacheln, vor Allem aber durch den Mangel der Bezahnung am Endglied des grossen Raubarmes charakterisirte Formen (Gonerichthus Brooks) auf Gonodactylus zurückführte. Eine andere Reihe von Larvenformen (Erichthus Duvaucellei und multispinosus), welche sich durch den hochgewölbten Rückenschild, durch das flache Abdomen, die sehr weit von einander entfernt stehenden, hinteren Seitenstacheln, sowie durch die ventralwärts eingeschlagenen Seitenränder des Rückenschildes charakterisiren, kann nach dem Vorhandensein zahlreicher Zähne am Endgliede des Raubfusses mit Brooks auf Lysiosquilla bezogen und demnach als Lysioerichthus bezeichnet werden. Es gelang Brooks, für eine dem Lysioerichthus multispinosus nahestehende Larve, den directen Uebergang in Lysiosquilla excavatrix zu beobachten. Hinsichtlich anderer, schwieriger einzuordnender Larvenformen muss im Auge behalten werden, dass unsere Kenntniss der ausgebildeten Formen noch keineswegs abgeschlossen ist, wie durch gelegentliche Funde (vgl. die merkwürdige, durch Hilgendorf entdeckte Pterygosquilla) bewiesen wird. Neuerdings hat man auch fossile Stomatopodenlarven kennen gelernt.

12. Cumaceen.

Die Gruppe der Cumaceen, welche eine vermittelnde Stellung zwischen den Schizopoden und Arthrostraken (vor Allem den Anisopoden) einnimmt, zeigt eine abgekürzte, ziemlich directe Form der Entwicklung. Wie bei den

Mysideen (vgl. oben pag. 353 und 444) ist die Metamorphose fast ausschliesslich auf die im Brutraume der Mutter durchlaufenen Stadien reducirt. Die Embryonen erinnern durch ihre dorsale Einkrümmung, sowie durch das Vorhandensein des Dorsalorgans an die Isopoden. Das im ausgebildeten Zustande meist unpaare zusammengesetzte Auge entsteht durch Verschmelzung einer paarigen Anlage. Die aus dem Brutraum ausschlüpfenden Jungen entbehren noch des letzten Thoracalbeinpaares und erinnern in dieser Hinsicht an die Isopoden. Von den Pleopoden ist nur das sechste Paar (Uropoden) wohl entwickelt. Die fünf vorderen Paare fehlen den Jungen (wie dies auch bei den Anisopoden der Fall ist) und kommen überhaupt nur bei den Männchen zu theilweiser Entwicklung (Dohrn No. 96).

13. Anisopoden.

Von den Arthrostraken weisen die Anisopoden (Apseudes, Tanais) die ursprünglichsten, zu den Schizopoden hinführenden Verhältnisse auf. Die Embryonalentwicklung und der grösste Theil der Metamorphose läuft hier im Brutraume der Mutter ab (wie bei Mysis und den Cumaceen). Die aus dem Brutraume ausschlüpfenden Jungen (Fig. 322) unterscheiden sich, wie die der Isopoden von der ausgebildeten Form durch den Mangel des letzten Thoraxbeinpaares. Es fehlen ihnen ausserdem (und hierdurch schliessen sie sich an die Cumaceen an) noch sämmtliche Pleopoden mit Ausnahme des sechsten Paares (ab^6), welches fadenförmige Schwanzanhänge darstellt. Von grossem Interesse ist das Vorhandensein einer flügelförmigen, seitlich abstehenden Schildduplicatur (*ps*) des Cephalothorax, wodurch die Ableitung der Arthrostraken von einer mit einem Rückenschilde versehenen Stammform ermöglicht und ausserdem die Deutung der lappenförmigen Anhänge des Asellusembryos festgestellt (Claus) erscheint. Vgl. oben pag. 352.

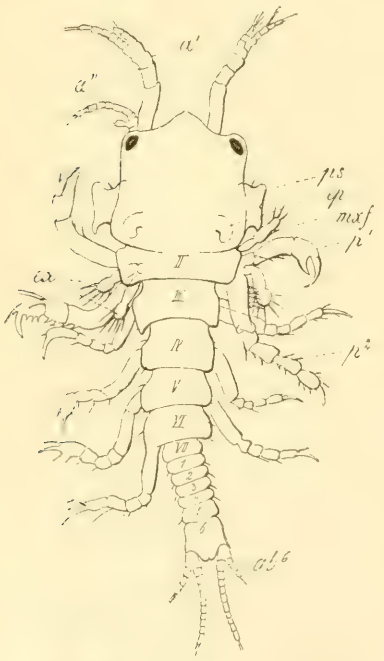


Fig. 322. Junge dem Brutraum entnommene Larve von Apseudes Latreillii (nach Claus).

II—VII zweites bis siebentes Thoraxsegment, *1—6* erstes bis sechstes Abdominalsegment, *a'* erste Antenne, *a''* zweite Antenne, ab^6 sechstes Pleopodenpaar, *ep* Epipodialanhang des Maxillarfusses, *ex* Exopoditen des ersten und zweiten Thoraxbeinpaares, *mxf* Maxillarfuss, p^1, p^2 erstes und zweites Thoraxbeinpaar, *ps* Panzerschild.

14. Isopoden.

Ueber die Entwicklung des Embryos der Isopoden haben wir bereits oben (pag. 349 u. ff.) Einiges erwähnt, vor Allem die charakteristische, dorsale Einkrümmung desselben, sowie die Ausbildung des Dorsalorgans. Auch hier werden, nachdem die vollzählige Gliederung des Körpers zu erkennen ist und die Extremitätenanlagen aufgetreten sind, die Eihüllen gesprengt, und die junge, noch unbewegliche, madenförmige Larve erfährt — bloss von der Naupliuscuticula umhüllt — im Brutraume ihre weitere Ent-

wicklung (Asellus). Wenn dieselbe den Brutraum verlässt, so gleicht sie in den allgemeinen Verhältnissen der Körpergliederung bereits dem ausgebildeten Thiere, von dem sie sich nur durch die verhältnissmässige Grösse des Kopfes und der Augen, durch die theilweise unvollständige Gliederung und Beborstung der Gliedmaassen, vor Allem aber durch den Mangel des letzten Thoraxbeinpaares unterscheidet. Durch allmähliche, durch mehrere Häutungen vermittelte Umwandlungen geht diese Jugendform in die ausgebildete Form über. So unterscheiden Schiödte und Meinert (No. 175) für die Aegiden (und Cymothoiden überhaupt) drei aufeinanderfolgende Larvenstadien, von denen das jüngste noch im Brutraum der Mutter befindliche, durch den Mangel der Beborstung der Extremitäten und des Telsons kenntlich ist. Das zweite, frei umherschwimmende Larvenstadium hat diesen Borstenbesatz bereits ausgebildet, während das dritte Larvenstadium die Extremitätenanlagen des letzten Thoraxsegmentes zur Entwicklung bringt. Bei den Cymothoinen gehen sodann mit der Metamorphose gewisse durch den Parasitismus bedingte Rückbildungserscheinungen Hand in Hand, welche in der Verkürzung der Antennen und der Umbildung der Thoraxextremitäten zu Greifhaken zum Ausdrucke kommen.

In einzelnen Fällen führen diese durch den Parasitismus hervorgerufenen Reductionen zu einer viel deutlicheren Ausprägung der Metamorphose, sowie auch die sexuelle Heteromorphie schärfer hervortritt, als dies bei den frei lebenden Isopoden stattfindet. Dies ist in den Familien der Anceiden, Bopyriden und Entonisciden der Fall.

Bei den Anceiden, deren weibliche (Praniza-) Form durch den kleinen dreieckigen Kopf und die Verschmelzung der drei hinteren Thoraxsegmente zu einem sackförmigen Abschnitt sich sehr deutlich von der geschlechtsreifen männlichen Form (Anceus) mit gedrungenem Körperbau, quadratischem, breitem Kopfe und hirschkäferartigen Greifzangen unterscheidet, weisen die Jugendformen im Allgemeinen den gestreckteren Pranizatypus auf, lassen jedoch schon in den frühesten Stadien eine Andeutung jenes sexuellen Dimorphismus erkennen, insoferne bei den zu Weibchen sich umbildenden Larven die Verschmelzung der drei hinteren Thoraxsegmente bereits angedeutet erscheint, während letztere bei den jungen männlichen Formen deutlich getrennt sind. Diese pranizaähnlichen jungen Larven führen eine parasitische Lebensweise (an Fischen). Demgemäss besitzen sie saugende, unter einer grossen Oberlippe nach vorne gestreckte Mundwerkzeuge. Mandibeln und Maxillen erscheinen als tasterlose, stiletförmig zugespitzte, zum Theil (Mandibel und zweite Maxille) am Ende bezahnte Stechwerkzeuge; es folgen zwei Paare von Maxillarfüssen, deren Segmente mit dem Kopfe verschmolzen sind. Von diesen bildet das vordere, ebenfalls ziemlich langgestreckte, eine Art Unterlippe, während das zweite mit einem Klammerhaken endigt. Die fünf nach hinten folgenden Thoraxsegmente (das dritte bis siebente), von denen die drei hinteren im weiblichen Geschlechte verschmelzen, tragen fünf zu Klammerhaken umgewandelte Thoraxbeine. Das achte Thoraxsegment ist als ganz rudimentäre Anlage erhalten; es folgt ein mit zweiästigen, zum Schwimmen verwendeten Pleopoden besetztes, wohlgegliedertes Abdomen. Bei der Umwandlung in die ausgebildete Form gehen die Oberlippe, sowie die Kieferpaare völlig verloren, während die Maxillarfusspaare sich bedeutend verändern. Sie werden zu lamellären, der Wasserbewegung dienenden Organen umgebildet. Bei den weiblichen Larven verkleinert sich der Kopf, die Augen erleiden eine Rückbildung, während bei den männlichen Larven der Kopf zu einem mächtigen, allerdings auch mit rückgebildeten Augen versehenen, quadratischen Körperabschnitt auswächst.

welcher nach vorne, zu den Seiten der ganz rudimentären Oberlippe, zwei starke Greifzangen entsendet. Letztere würden wir geneigt sein, auf die Mandibeln der Jugendform zu beziehen, wenn nicht Dohrn beobachtet hätte, dass sie unabhängig von diesen eine selbstständige Entstehung nehmen (vgl. die Angaben von Spence Bate (No. 161), Hesse (No. 168) und Dohrn (No. 164). —

Bei den mit saugenden, sehr rückgebildeten Mundwerkzeugen versehenen und parasitär stark umgewandelten Bopyriden kommt es in ähnlicher Weise, wie bei manchen parasitischen Copepoden (Lernaeopodiden) zur Entwicklung eines auffallenden sexuellen Dimorphismus, indem die weniger rückgebildeten, aber kleinen Männchen den grossen, stark deformirten Weibchen als „Zwergmännchen" angeheftet erschienen. Bei den Männchen (vgl. Fig. 324 *A*) erhält sich im Allgemeinen der asselförmige Habitus; der Körper bleibt symmetrisch, deutlich segmentirt, die Augen erhalten sich, wenngleich im rückgebildeten Zustande. Bei den Weibchen dagegen sind die Augen fast vollständig verloren gegangen; der scheibenförmig verbreiterte Körper ist asymmetrisch gestaltet, die einzelnen Segmente desselben vielfach undeutlich von einander abgesetzt. Im Bereich des Abdomens kann allerdings die Segmentirung in beiden Geschlechtern rückgebildet werden.

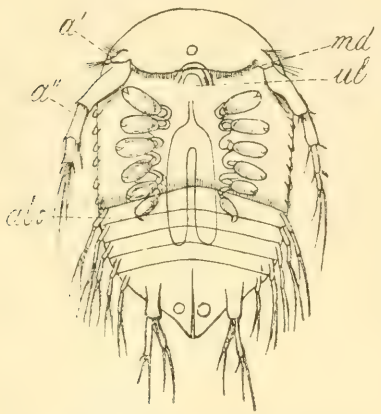


Fig. 323. Larve von Bopyrus virbii mit sechs Brustbeinpaaren (nach Walz).

a' erste Antenne, *a''* zweite Antenne, *md* Mandibel, *ul* Unterlippe, *abs* erstes Abdominalsegment.

Die aus dem Brutraume ausschlüpfenden Larven der Bopyriden (Fig. 323) zeigen wohlentwickelte, gegliederte Antennen, von denen die des zweiten Paares vorwiegend als locomotorische Organe zur Verwendung kommen. Die Mundwerkzeuge haben bereits die für die Bopyriden charakteristische Bildung. Von Thoraxanhängen sind sechs Paar Klammerbeine entwickelt. Das letzte Thoraxsegment entbehrt noch — wie bei sämmtlichen Isopodenlarven — der Extremitätenanlage. Die Abdominalsegmente erscheinen zum grössten Theile deutlich getrennt; nur die beiden letzten sind mit dem Telson verschmolzen. Es zeigen sich fünf zweiästige (bei manchen Formen nur einästige), als Ruderbeine verwendete Pleopodenpaare, während die des sechsten Segmentes (Uropoden) als Schwanzgriffel zur Entwicklung gekommen sind. Sexuelle Unterschiede sind an den Larven dieser Stadien, welche frei umherschwärmen und das spätere Wohnthier aufsuchen, noch nicht zur Entwicklung gekommen.

Nach erfolgter Festsetzung in der Kiemenhöhle des Wirthes (Carididen) erfolgt die weitere Entwicklung unter Ausbildung des letzten Thoraxbeinpaares, bedeutender Rückbildung der Antennen und der Pleopoden, bis endlich die oben geschilderte, reducirte, ausgebildete Form erreicht erscheint. An letzterer zeigt das Abdomen in vielen Formen der Lage nach den Pleopoden entsprechende ungegliederte Schläuche oder Lamellen, welche vielleicht als Respirationsorgane von Bedeutung sind. Letztere wurden früher vielfach als umgewandelte Pleopoden in Anspruch genommen. Doch hat Kossmann darauf hingewiesen, dass sie erst nach vollständigem Schwunde der letzteren

als Neubildungen angelegt werden. Mit diesem Nachweise ist allerdings die Pleopodennatur der in Rede stehenden Anhänge nicht zurückgewiesen, da vielfach in der Metamorphose der Crustaceen einzelne Anhänge völlig rückgebildet werden, um später wieder zu erscheinen.

Die bedeutendsten parasitären Umgestaltungen der Weibchen finden wir in der Gruppe der Entonisciden, welche — wie durch die neueren Untersuchungen von Giard und Bonnier (No. 167) bestätigt wurde — in die nächste Verwandtschaft der Bopyriden zu stellen sind. Diese Parasiten finden sich im Inneren der Leibeshöhle ihrer Wirthe (Krabben, Paguriden), müssen jedoch als Ectoparasiten bezeichnet werden, da sie von einem durch

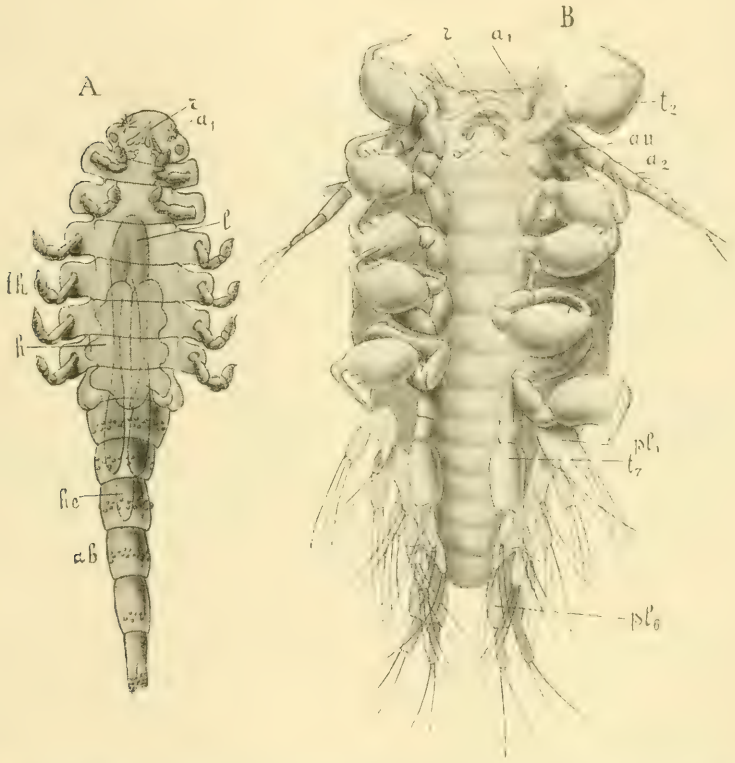


Fig. 324. *A* Männchen eines Entonisciden (Cancrion miser), *B* junge Larve eines Entonisciden (Portunion Maenadis) (nach Giard und Bonnier, aus Lang's Lehrbuch).

a_1 erste Antenne, a_2 zweite Antenne, *ab* Abdomen, *au* Auge, *h* Hode, *he* Herz, *l* Leberschläuche, pl_1—pl_6 erstes bis sechstes Pleopodenpaar, *r* Rostrum, t_2—t_7 Beinpaar des zweiten bis siebenten Thoraxsegmentes, *th* Thorax.

Einstülpung der äusseren Körperoberfläche (Kiemenhöhlenwand des Wirthes) entstandenen chitinösen Sacke umschlossen sind. An dem dorsalwärts eingekrümmten, sehr merkwürdig gestalteten Körper des Weibchens (Fig. 325 *B*) unterscheidet man einen rundlichen Kopfabschnitt (*cq*) mit stechenden Mundwerkzeugen und Antennenrudimenten (*ae*, *ai*), einen ungegliederten Thoraxabschnitt (*th*), welcher die ventrale durch Lamellen der Beine gebildete

Bruthöhle (Fig. 325 *A*) trägt, und ein segmentirtes Abdomen (*ab*) mit säbelförmigen oder lamellösen (en_3) Pleopoden. Die kleinen Männchen (Fig. 324 *A*) sitzen dem Weibchen auf und sind im Habitus den Bopyridenmännchen ähnlich, von denen sie sich durch die Abwesenheit des letzten Thoraxbeinpaares (welches rückgebildet wird) und der zweiten Antennen unterscheiden. Die jungen Larven (Fig. 324 *B*) sind denen der Bopyriden ungemein nahestehend und besitzen stets paarige Augen (*au*), zum Theil auch ein Naupliusauge (Grapsion). Sie unterscheiden sich von den Bopyridenlarven hauptsächlich durch die für die einzelnen Genera variirende und von der der übrigen Toraxbeine abweichende Gestaltung des vorletzten Thoraxbeinpaares (t_7). Das letzte fehlt, wie bei allen Isopoden. Ein späteres

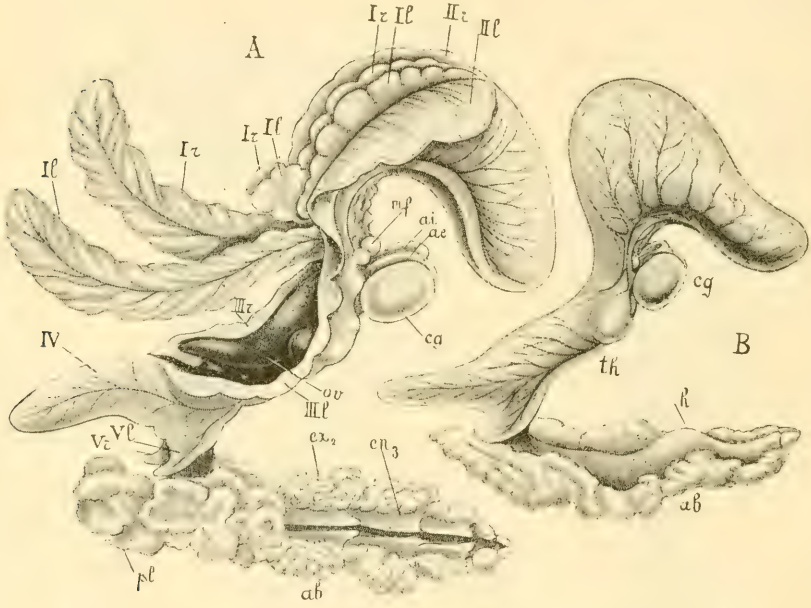


Fig. 325. Ausgewachsene Weibchen eines Entonisciden (Portunion Maenadis) (nach Giard und Bonnier, aus Lang's Lehrbuch).

A mit in der ventralen Medianlinie theilweise geöffneter Bruthöhle und auseinandergelegten Brutlamellen. Abdomen (*ab*) in der Ansicht von der Ventralseite. *B* ohne geöffnete Bruthöhle, Dorsalansicht des Abdomens (*ab*).

Ir die vorderen, mittleren und hinteren Lappen der rechten ersten Brutlamelle, *Il* dieselben der linken ersten Brutlamelle, *IIr*, *IIl* rechte und linke Brutlamelle des zweiten Paares, *IIIr*, *IIIl* rechte und linke Brutlamelle des dritten Paares, *IV* vierte Brutlamelle, *Vr*, *Vl* rechte und linke Brutlamelle des fünften Paares, *ab* Abdomen, *ae* äussere, *ai* innere Antenne, ex_2 Exopodit des zweiten Pleopodenpaares, en_3 Endopodit des dritten Pleopodenpaares, *cg* Kopfabschnitt (sog. Cephalogaster), *h* Herzbuckel, *mf* Maxillarfuss, *pl* Pleurallamelle des ersten Abdominalsegmentes, *ov* Ovarium, *th* Thorax.

Stadium (stade cryptoniscien) hat dies fehlende Beinpaar zur Entwicklung gebracht. Die Larven dieses Stadiums werden als Complementärmännchen geschlechtsreif, wie denn überhaupt bei Isopoden protandrischer Hermaphroditismus verbreitet erscheint (Bullar, P. Mayer). Sie wandeln sich später in Weibchen oder in die rückgebildeten definitiven männlichen Formen um (Giard et Bonnier No. 167).

15. Amphipoden.

Die Embryonen der Amphipoden, welche sich — wie oben (pag. 349) bemerkt wurde — durch ihre ventrale Einkrümmung im Ei von denen der Isopoden unterscheiden, erhalten bereits die volle Zahl der dem ausgebildeten Thier zukommenden Körpersegmente und Beinpaare. Selbst die Verwachsungen, welche zwischen einzelnen Segmenten bei einigen Formen eintreten, werden bereits im Embryo gebildet (F. Müller No. 16). Demnach reducirt sich die Metamorphose eigentlich nur auf geringfügige Aenderungen der Gestalt, die Vermehrung der Fühlerglieder und Riechfäden, sowie des Borstenbesatzes und der Zähne.

Eine etwas eingreifendere Metamorphose findet sich bei den Hyperinen. Hier hat F. Müller an den eben ausgeschlüpften Jungen von Hyperia die Pleopodenanlagen noch völlig vermisst, während Claus bei einer an Discomedusa schmarotzende Hyperia an den eben ausgeschlüpften Larven bereits die Pleopoden und Uropoden entwickelt fand. Im Allgemeinen fallen die Jungen der Hyperiden, gegenüber den ausgewachsenen Formen, bei denen die Augen oft eine excessive Entwicklung nehmen, durch die Kleinheit der Augen und in Folge dessen des Kopfes auf. Oft unterscheiden sie sich auch durch die Gestalt der Gliedmaassen. So fehlt den Jungen von Phronima nach Pagenstecher die gewaltige Scheere am drittletzten Fusspaare. Für die Platysceliden haben Spence Bate (No. 2) und neuerdings Claus (No. 177) Angaben über auffällige Unterschiede zwischen der Jugendform und der ausgebildeten Form gemacht, welche zum Theil sich schon auf den allgemeinen Habitus beziehen. So erscheinen die Larven von Rhabdosoma auffallend gedrungen, die von Eutyphis dagegen langgestreckt. Die Rhabdosomalarven erinnern an den Bau der Gattung Vibilia. Die Abdominalbeine waren erst in der Form kleiner Rudimente angelegt. Die Eutyphislarven schlossen sich im Habitus an Gammariden an, so dass durch die Jugendstadien die Ableitung der Hyperiden von Crevettinen gestützt erscheint (Claus No. 177).

16. Allgemeines über die Crustaceenentwicklung.

Das Studium der Metamorphose in der ungemein formenreichen und mannichfaltigen Gruppe der Crustaceen gehört zu den anziehendsten und interessantesten Themen der morphologischen Forschung. Vielfach wurde auf einzelne Larvenzustände nach der phylogenetischen Richtung grosses Gewicht gelegt. Wenn nun auch in neuerer Zeit die Nauplius- und Zoëaform des Nimbus, als Stammformen der Crustaceengruppe zu gelten, entkleidet erscheinen, so verliert desshalb die Betrachtung der Crustaceen-Metamorphose doch nicht alle phylogenetische Bedeutung, insoferne in der Art der Entwicklung sehr deutliche Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Gruppen unter einander zu erkennen sind. Von grossem Interesse ist auch die Betrachtung der Ursachen, welche auf die Metamorphose der Crustaceen secundär verändernd eingewirkt haben.

Die Ansicht, dass das Naupliusstadium der hypothetischen Stammform sämmtlicher Crustaceen entspräche, geht vor Allem auf Fritz Müller (No. 16) zurück und fand in der Entdeckung dieses Forschers, dass auch unter den Malacostraken eine Form (Penaeus) existire, deren Metamorphose mit einem freilebenden Naupliusstadium beginnt, eine nicht unerhebliche Stütze. Nachdem sich Haeckel (Generelle Mor-

phologie) dieser Ansicht angeschlossen hatte, traten ihr die hervorragendsten Forscher auf dem Gebiete der Crustaceen (Dohrn, Claus) bei. Sie konnte lange als die herrschende Ansicht gelten. In welcher Weise der Nauplius von niederen Thierformen abzuleiten, darüber äusserte man sich nur in vorsichtiger Weise. Man musste an ungegliederte oder nur aus wenigen Körpersegmenten bestehende Wurmformen denken, und es wurden nach dieser Richtung am ehesten die Rotatorien oder einfach gestaltete Annelidenlarven in Betracht gezogen.

In ähnlicher Weise wie der Nauplius für sämmtliche Crustaceen, sollte die Zoëa als Stammform der höheren Crustaceen oder Malacostraken gelten. Es war hierbei besonders der damalige Stand der Kenntnisse über den Bau der Brachyuren-Zoëa massgebend. Ausgehend von der Anschauung, dass die Segmente des Mittelleibes (die fünf hinteren Thoraxsegmente) an der Zoëa nur in nuce, oder — wie man vielfach meinte — gar nicht vorhanden seien, stellte F. Müller (No. 16) die Ansicht auf, dass die Malacostraken durch eine ganz andere Reihenfolge in der Segmentbildung von den Entomostraken geschieden seien. Er unterschied an dem Körper der Malacostraken vier Regionen, von denen jede aus fünf Segmenten bestehen sollte: Urleib, Vorderleib, Mittelleib und Hinterleib. Der Urleib geht direct aus dem Naupliuskörper hervor und liefert die drei vordersten (I. Antenne, II. Antenne, Mandibel) und die zwei hintersten Körpersegmente (Segment der Uropoden und das Telson). Später schieben sich die jüngeren Körperregionen in die Mitte des Urleibs ein, indem zuerst die Segmente des Vorderleibes (Maxillen und Maxillarfüsse), dann die des Hinterleibes (5 vorderen Abdominalsegmente) und ganz zum Schlusse die des Mittelleibes (Segmente der fünf Gangbeinpaare) gebildet werden sollten. Dieser Anschauung ist schon 1871 Claus durch den Hinweis auf die Entwicklung der Stomatopoden entgegengetreten, bei denen, ganz ebenso wie bei den Phyllopoden, die einzelnen Segmente successive in der Reihenfolge von vorne nach hinten hervorsprossen.

Die Ansicht von dem Werth der Zoëa als hypothetischer Stammform wurde von Dohrn (No. 9) erweitert und modificirt. Auf Grund gewisser Merkmale, in denen man auch bei den Entomostraken Zoëaeigenthümlichkeiten zu erkennen glaubte, und vor Allem gestützt auf die Betrachtung des wegen seiner Stachelbildungen als Archizoëa aufgefassten Lepadennauplius glaubte Dohrn die Zoëa als Stammform sämmtlicher Crustaceen in Anspruch nehmen zu dürfen, welche, aus dem Nauplius hervorgegangen, den Uebergang zu einer phyllopoden-ähnlichen Vorfahrenform der Crustaceen vermittelt hätte. Dohrn begründete vor Allem die Ansicht, dass in der centralen Gruppe der Phyllopoden die ursprünglichsten Krebsformen erhalten seien, und dass sämmtliche übrigen Krebsgruppen sich von Phyllopoden ableiten lassen, eine Anschauung, die noch jetzt in Geltung ist, und der auch wir uns anschliessen, wenngleich wir mit Claus der angenommenen hypothetischen Stammform nicht ausschliesslich die Charaktere der jetzt lebenden Phyllopoden vindiciren, sondern für dieselbe eine nach mancher Hinsicht, besonders in Bezug auf die Bildung der Mundtheile, noch ursprünglicher gestaltete, hypothetische Stammgruppe der Urphyllopoden construiren.

Immerhin war mit dem Dohrn'schen Hinweis auf die Bedeutung der Phyllopoden als centraler Gruppe, von welcher sämmtliche Crustaceen sich ableiten lassen, ein bedeutender Fortschritt unserer Auffassung gegeben, insoferne der durch F. Müller begründete Gegensatz zwischen

Malacostraken und Entomostraken aufgehoben erschien und eine einheitliche Ableitung der gesammten Crustaceenclasse ermöglicht war. Ja, es war durch die Dohrn'schen Ausführungen der Weg zu weiteren Fortschritten geebnet, da eine consequente Verfolgung seiner Ideen leicht dazu führen musste, die Phyllopoden direct auf annelidenähnliche Vorfahrenformen zu beziehen.

Diese Erkenntniss brach sich jedoch erst allmählich Bahn. Zunächst blieb der Nauplius in seiner Stellung als Stammform sämmtlicher Krebse unerschüttert, während die phylogenetische Bedeutung der Zoëaform in den Hintergrund trat. Es ist das Verdienst von Claus (No. 8), auf Grund eines umfassenden Beobachtungsmaterials den Charakter der Zoëa als einer secundär abgeänderten Larvenform erkannt und dargethan zu haben. Neben der Stomatopodenentwicklung war es vor Allem die Metamorphose von Penaeus, aus welcher sich am deutlichsten erkennen liess, dass zwischen der Larvenentwicklung der Malacostraken und der Entomostraken hinsichtlich der Reihenfolge der neuentstehenden Segmente keine prinzipielle Differenz bestände, indem bei beiden die Reihenfolge der Entstehung von vorne nach hinten eingehalten werde. Es war hiermit eine der wichtigsten Eigenthümlichkeiten der Zoëen der höheren Macruren und der Brachyuren — nämlich das Zurückbleiben der Segmente des Mittelleibes in der Entwicklung — als ein erst secundär erworbener Charakter erkannt. Aber auch für diese letzteren Formen geht aus neueren Untersuchungen von Claus (No. 6) auf das Deutlichste hervor, dass jene Segmente hier durchaus nicht — wie man früher annahm — vollkommen fehlen, sondern nur in äusserlich wenig erkennbarer Form und in dichtgedrängter Anlage vorhanden sind. Claus beobachtete nämlich, dass an dem Zoëastadium sämmtliche Ganglienpaare der scheinbar noch fehlenden Segmente des Mittelleibs als dichtgedrängte Bauchganglienmasse bereits vorhanden sind und dass diese Ganglienmasse von der zur Sternalarterie herabführenden absteigenden Arterie bereits durchsetzt werde, wie denn überhaupt der Gefässverlauf des Zoëastadiums bereits völlig die definitiven Verhältnisse erkennen lässt.

Allerdings glaubte noch Balfour (Handbuch der vergleichenden Embryologie I. Bd pag. 479) gewisse Erscheinungen der Malacostrakenentwicklung, so besonders das Verschwinden und Wiederauftreten gewisser Anhangspaare (Mandibulartaster, die beiden letzten Thoraxbeinpaare im Mastigopusstadium der Sergestiden, die drei hinteren Maxillarfusspaare der Stomatopoden) nur unter Zuhülfenahme einer Stammform erklären zu können, welche nach mancher Hinsicht (vor Allem in dem rudimentären Zustande des Mittelleibes) Zoëacharaktere aufwies. Es hätten sich dann aus den Urphyllopoden zunächst nebaliaähnliche, sog. praczoëale Formen, aus dieser zoëaähnliche Formen und erst aus letzteren die postzoëalen Malacostraken (Thoracostraken und Arthrostraken) entwickelt. Wenn es nun auch auffällig ist, dass bei Nebalia die acht Thoraxsegmente dichtgedrängt einen verhältnissmässig kurzen Leibesabschnitt zusammensetzen, und dass die Extremitäten dieses Abschnittes ein phyllopodenbeinähnliches Aussehen bewahrt haben, so nöthigt uns doch nichts zur Annahme, dass dieser Abschnitt bei den Stammformen, welche zu den Urschizopoden (den Ahnenformen der übrigen Malacostraken) hinüberführten, eine noch weitergehende Reduction erfahren hat. Hinsichtlich des Verschwindens und Wiederauftretens einzelner Anhänge muss darauf hingewiesen werden, dass diese Erscheinung gleich unerklärlich bleibt, ob man dieselbe in die ontogenetische oder in die phylogenetische Entwicklungs-

reihe verlegt. Ja, es lassen sich manche Gründe dafür anführen, welche diese Erscheinung unter der Annahme, dass hier ein caenogenetisch abgeändertes Verhalten des Entwicklungsganges vorliegt, nicht so ganz unerklärlich erscheinen lassen. Lang (Lehrb. d. Vergl. Anat. 2. Abth. pag. 424) führt das erste Auftreten dieser Gliedmaassen in den jüngeren Larvenstadien auf eine von den Vorfahren überkommene Vererbungstendenz zurück, während das temporäre Verschwinden derselben durch die geänderten Existenzbedingungen der pelagischen Larvenformen zu erklären ist. Es muss hier auch darauf hingewiesen werden, dass diese Gliedmaassen meist im definitiven Zustande ganz anders gestaltet erscheinen, als bei ihrem ersten Auftreten in der Larvenform. Wir finden nun mehrfach, dass Extremitäten, während sie aus einer Form in die andere übergehen, ein rudimentäres Zwischenstadium durchmachen (solche Beispiele liegen besonders in der Lucifermetamorphose nach Brooks vor). Es mag einer gewissen Vereinfachung des Entwicklungsganges entsprochen haben, dass statt einer langwierigen Umwandlung einer Extremität ein Entwicklungsgang eingeschlagen wurde, bei welchem nach vollständigem Verlust der larvalen Extremität die andersgestaltete definitive Form dieser Gliedmaasse einfach neu angelegt wurde. Eine solche Abänderung des Entwicklungsganges musste sich besonders in jenen Fällen geltend machen, in denen in Folge der eigenartigen Lebensbedingungen der Larvenform die betreffende Extremität für das betreffende Stadium von geringem Werth geworden war. Parallelen für eine derartige Abänderung des Entwicklungsganges bei beträchtlicher Gestaltungsdifferenz der larvalen und ausgebildeten Form lassen sich aus verschiedenen anderen Thiergruppen beibringen. Wir erinnern hier nur an den Verlust des larvalen Nervensystems und der Haut des Pilidiums und der Entstehung dieser Organe an der jungen Nemertine aus einer Neuanlage. Im Uebrigen können wir hinsichtlich der Ansichten Balfour's nur auf die durch gewichtige Gründe (vor Allem durch den Hinweis auf die Stellung und Entwicklung von Penaeus) gestützte Wiederlegung verweisen, welche dieselben durch P. Mayer (No. 138) erfahren haben.

Wir betrachten demnach die Zoëa mit Claus als eine secundäre, den eigenartigen Existenzbedingungen des Larvenlebens entsprechend abgeänderte Entwicklungsform, welche sich nicht der Reihe der hypothetischen Malacostrakenahnen einordnet.

In gleicher Weise muss aber auch der Nauplius als eine secundär abgeänderte Crustaceen-Larvenform betrachtet werden. In diesem Falle handelt es sich um eine Verlegung specifischer Crustaceen-Charaktere in frühere Stadien. Es ist das Verdienst Hatschek's (No. 15), zuerst darauf hingewiesen zu haben, dass bei einer Ableitung der Crustaceen von phyllopodenähnlichen Vorfahren der Anschluss der letzteren an die Gruppe der Anneliden sich als die natürlichste Ableitung der Crustaceengruppe ergiebt. Hatschek stützte sich vor Allem auf die Uebereinstimmung, welche sich in der Körpergliederung und dem Bau der ausgebildeten Crustaceen und Anneliden vorfindet, und welche schon Cuvier und von Baer zur Aufstellung des Typus der Articulaten (Anneliden und Arthropoden) veranlasst hatte. Vor Allem herrscht im Bau des Centralnervensystems (gegliederte Bauchganglienkette) eine solche Uebereinstimmung, dass wir dieselbe nur auf wahre Homologie zurückführen können. Würden wir dagegen die Crustaceen durch Vermittlung des Nauplius von einer unsegmentirten Wurmform herleiten, so würden wir zur Annahme gezwungen sein, dass die übereinstimmenden Merkmale im Bau der Anneliden und der Crustaceen in beiden Gruppen selbstständig zur Entwicklung gekommen seien, daher auf blosser Analogie

beruhen — eine Annahme, zu welcher man nach den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie kaum berechtigt ist. Es sei hier neben der Uebereinstimmung im Bau des Centralnervensystems nur noch auf die Schalendrüse und Antennendrüse hingewiesen, deren Homologie mit Segmentalorganen der Anneliden als erwiesen betrachtet werden kann. Zu einer ganz übereinstimmenden Auffassung über den Werth der Naupliusform kam auch Dohrn (No. 11).

Wenn wir demnach die Crustaceen (Phyllopoden) von anneliden-ähnlichen Vorfahren ableiten, so müssen wir für die letzteren die Entwicklung durch ein Trochophora-Stadium und im weiteren Verlauf durch ein aus wenigen Segmenten bestehendes (polytroches) Larvenstadium annehmen. Wir würden dann bei ungefälschter Wiedergabe der Vorfahren-Charaktere auch für die Crustaceen die Entwicklung durch derartige Larvenstadien erwarten müssen; statt deren finden wir jedoch das Naupliusstadium als typischen Ausgangspunkt der Crustaceenmetamorphose. Die Larven der Crustaceen sind demnach durch frühzeitige Entwicklung typischer Crustaceen-Charaktere secundär modificirt. Hatschek war geneigt, im Anschlusse an die damals verbreitete Auffassung des Nauplius als unsegmentirter Form denselben der Anneliden-Trochophora gleichzustellen. In neuerer Zeit hat sich eine Aenderung der Ansichten insofern geltend gemacht, als man dem Nauplius mehrere echte Rumpfsegmente zuerkennt. Massgebend hiefür war besonders der von Claus und Dohrn geführte Nachweis, dass das zweite Gliedmaassenpaar des Nauplius von einem hinter dem Munde gelegenen Ganglion aus innervirt werde. Man musste demnach den Nauplius als bereits segmentirte Larvenform betrachten und konnte denselben höchstens mit schon metamer gegliederten, jungen Annelidenlarven in Parallele stellen (Claus Nr. 7). Wie viele Rumpfsegmente wir dem Nauplius zuerkennen, darüber wird die Antwort verschieden ausfallen, je nach der Anschauung, welche man hinsichtlich der Segmentirung des Kopfabschnittes der Crustaceen zu Grunde legt. Uns scheint es mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen sowohl, als auch mit den aus der Anatomie des Crustaceengehirnes sich ergebenden Verhältnissen am meisten in Uebereinstimmung, wenn man für jedes der drei Naupliusextremitätenpaare ein echtes Rumpfmetamer in Anspruch nimmt und ausserdem einen vor diesen gelegenen primären Kopfabschnitt und einen hinteren, mit der Knospungszone (für die Entstehung neuer Metamere) vereinigten Endabschnitt (Aftersegment), aus welchem das Telson hervorgeht, annimmt (vgl. das oben über die primäre Segmentirung des Kopfes der Crustaceen pag. 364 u. ff., sowie das über das Naupliusstadium pag. 385 Gesagte).

Der Uebergang von Anneliden zu den Vorfahrenformen der Crustaceen (Protostraken Claus) war mit gewissen Aenderungen des Baues und der Bewegungsweise verbunden. Selbst bei pelagischen Anneliden (z. B. Tomopteris) ist die Locomotionsform die seitlicher Schlängelungen des Körpers[1]). Es tritt hier die Beweglichkeit der Körpersegmente gegen einander in den Vordergrund, während den Parapodien nur ein geringes Maass von Eigenbewegung zukommt. Bei der stärkeren Chitinisirung der Körperoberfläche der Crustaceenahnen wurde die Beweglichkeit der Metameren gegen einander eingeschränkt. Der Rumpf gewann an Festigkeit und Starrheit, während die Extremitäten sich vom Rumpfe zu selbstständiger Beweglichkeit ab-

[1]) Von dieser Bewegungsform haben sich noch Spuren bei Branchipus erhalten. Vgl. Dohrn (No 9).

gliederten. Es ist gewiss, dass hiemit eine vollkommenere, mit weniger Kraftaufwand verbundene Bewegungsform erzielt wurde. Mit der Umwandlung der Annelidenparapodien zu selbstständig beweglichen Rudern war der Grund zur Gestaltveränderung dieser Fortsätze gegeben, welche schliesslich zur Ausbildung des zweiästigen Crustaceenbeines führte. Mit Rücksicht darauf, dass die Parapodien mancher pelagischer Anneliden thatsächlich eine lamellöse Form annehmen, werden wir für die hypothetischen Crustaceenahnen eine ähnliche Beinform supponiren dürfen. Wir werden uns deshalb der Ansicht zuneigen, dass die lamellösen, noch nicht gestreckten Beinformen der Phyllopoden, welche auch bei Nebalia und an den Maxillen der Copepoden und Malacostraken wiederkehren, dem ursprünglichen Gliedmaassentypus nahestehen, und dass sich aus diesen erst secundär gestrecktere Beinformen herausgebildet haben. Wir werden die Zweiästigkeit des Crustaceenbeines direct auf die entsprechende Gestalt der Annelidenparapodien zu beziehen haben, und es dürfte vielleicht gerechtfertigt sein, den Epipodialanhang des Crustaceenbeines von Dorsalkiemen des Annelidenparapodiums abzuleiten. Dagegen war mit der grösseren Beweglichkeit der Segmentanhänge als neu hinzukommende Function ein Gegeneinanderwirken der beiden Theile eines und desselben Paares ermöglicht, was zur Entwicklung dementsprechender lappenförmiger Fortsätze (Enditen, Kaufortsätze) an der Innenseite führte. Derartige Fortsatzbildungen kommen noch sämmtlichen Rumpfbeinen der Branchiopoden zu und werden daselbst auch zum Zwecke der Beförderung von Nahrungspartikelchen verwendet. Bei den meisten Crustaceen ist dagegen die Entwicklung derartiger Fortsatzbildungen auf die in der Umgebung des Mundes stehenden Gliedmaassen eingeschränkt. Es verdient besondere Beachtung, dass auch die zweite Antenne im Naupliusstadium sich durch Kieferfortsätze ihres Basalgliedes an dem Kaugeschäfte betheiligt und erst später eine völlig präorale Lagerung gewinnt, worauf ihre Verwendung als Kauwerkzeug in Wegfall kommt.

Wenn wir uns durch die oben geschilderte Aenderung in der Bewegungsweise, durch die angedeutete Umwandlung der Extremitäten (und damit steht eine Veränderung in den Leibeshöhlenverhältnissen im Zusammenhange) aus Annelidenformen eine als Stammform der Crustaceen geltende Protostrakenform hervorgegangen denken, so leuchtet ein, dass wir derselben noch nicht alle jene Charaktere zuschreiben dürfen, durch welche die Gruppe der Crustaceen einheitlich umschrieben erscheint. Die Vereinigung der fünf vordersten, gliedmaassentragenden Segmente zu einem gemeinsamen Körperabschnitt (Kopf), die Umbildung der beiden vordersten Extremtätenpaare zur typischen Form der Crustaceenantennen, die Entwicklung durch ein Naupliusstadium — das sind Charaktere, welche sämmtlichen Crustaceen zukommen, welche wir auch den Urphyllopoden zuschreiben werden, welche aber noch nicht mit Nothwendigkeit der Protostrakenform vindicirt werden müssen. Für letztere werden wir im Gegentheil eine grössere Variationsbreite in Anspruch nehmen dürfen. Wir werden annehmen dürfen, dass in der hypothetischen Protostrakengruppe Lebensformen vereinigt waren, welche von dem typischen Bau der Crustaceen sich weit entfernten. Als solche aus der Protostrakengruppe selbstständig hervorgegangene Stämme werden wir die Classe der Palaeostraken (Trilobiten, Gigantostraken, Xiphosuren), sowie die Gruppe der Pantopoden bezeichnen dürfen, von denen noch im Folgenden die Rede sein wird.

Es sei hier darauf hingewiesen, dass auch Peripatus in einigen wenigen Punkten eine merkwürdige Uebereinstimmung mit den Crustaceen

erkennen lässt. So haben die Untersuchungen von Sedgwick eine grosse Aehnlichkeit im Bau der Nephridien beider Gruppen ergeben. Dann erinnert die Beziehung des Kiefergangliens von Peripatus zum Gehirn an die entsprechenden Verhältnisse des Antennenganglions der Crustaceen. Ferner ist es uns wahrscheinlich geworden, dass eine bei Peripatus bisher wenig beachtete Bildung das Homologon des Frontalorgans der Crustaceen darstellt. Auf Grund dieser Uebereinstimmungen darf man vermuthen, dass auch die Ahnenformen der zu den Myriopoden und Insecten hinführenden Arthropodenreihe ihre Wurzel in der Protostrakengruppe gehabt haben.

Versuchen wir uns ein Bild jener Ahnenformen zu entwerfen, welche von der mehr allgemein umschriebenen Gruppe der Protostraken den Uebergang zu den eigentlichen Crustaceen vermittelten, und welche wir als Urphyllopoden zu bezeichnen pflegen, so werden wir für dieselben einen mehr homonom segmentirten Körper, eine geringere Differenz der einzelnen Leibesregionen, als dies bei den jetzigen Crustaceen der Fall ist, voraussetzen dürfen. Jedes der gleichartigen, den grössten Theil des Körpers bildenden Rumpfsegmente besass ein Ganglienpaar des Bauchnervenstrangs, ein Paar zweiästiger, lamellöser, phyllopodenbeinähnlicher Extremitäten und vielleicht auch (wie bei Peripatus) ein Paar von Nephridien. Denn, da wir die Antennendrüse und die Schalendrüse, sowie die Geschlechtsausführungsgänge als umgewandelte Nephridien in Anspruch nehmen müssen, so scheint die in den einzelnen Crustaceengruppen sehr wechselnde Lagerung der Geschlechtsausführungsgänge darauf hinzudeuten, dass wir der gemeinsamen Ahnenform der Crustaceen eine grössere Zahl von Nephridienpaaren zuzuschreiben haben. Für den gliedmaassenlosen hintersten Körperabschnitt (End- oder Analsegment) werden wir vielleicht den Besitz paariger Furcalfortsätze als von der gemeinsamen Ahnenform der Crustaceen ererbt annehmen dürfen. Die typischesten Crustaceencharaktere waren aber offenbar schon bei den Urphyllopoden in der Gestaltung des vordersten Körperabschnittes, des sog. Kopfes zum Ausdruck gekommen. Wir finden hier die Vereinigung der fünf vordersten, gliedmaassentragenden Körpersegmente (denen wahrscheinlich als sechster gesonderter Abschnitt ein vorderstes, primäres Kopfsegment mit den Augen und Frontalorganen zugerechnet werden muss) zu einer gemeinsamen Körperregion, deren durch eine Duplicatur erweitertes Rückenintegument zur Bildung des schützenden Rückenschildes sich vergrösserte. Von den fünf dieser Region zugehörigen Gliedmaassenpaaren nehmen die ursprünglich überall einreihigen Antennulae als Träger wichtiger Sinnesorgane eine exceptionelle Stellung ein. Die darauffolgenden zweiten Antennen waren zweiästig und fungirten vornehmlich als Ruder, vielleicht auch noch an dem Kaugeschäfte sich betheiligend. Zu letzterem erschienen die hinter der Oberlippe gelegenen Mandibeln durch Umbildung ihres Basalgliedes besonders befähigt, während der übrige Theil der Extremität sich bei den Copepoden als zweiästiger Taster erhalten hat. Zwei darauffolgende Maxillenpaare näherten sich im Bau den dahinter folgenden Rumpfgliedmaassen und haben vielfach unter den jetzt lebenden Crustaceen noch ursprüngliche Charaktere bewahrt. Mit Rücksicht auf das Vorhandensein einer hinter den Mandibeln gelegenen paarigen Unterlippenbildung (Paragnathen) in verschiedenen Crustaceengruppen werden wir eine solche auch der gemeinsamen Stammform zuschreiben dürfen. Dem vordersten Kopfabschnitte kamen zu: die Frontalorgane (primäre Kopftentakel der Anneliden?), das unpaare

Auge (sog. Naupliusauge) und die paarigen, zusammengesetzten Augen, welche wir offenbar als von der gemeinsamen Crustaceenstammform ererbt annehmen dürfen. Durch die so geschilderte Ausbildung des Kopfabschnittes und seiner Gliedmaassen waren die Charaktere gegeben, durch welche die eigentlichen Crustaceen (Urphyllopoden) sich von den Palaeostraken und den übrigen Stämmen der Arthropoden trennten. Die Urphyllopoden waren wahrscheinlich getrennt geschlechtlich; sie besassen ein langes Rückengefäss mit segmentalen Ostienpaaren und vielleicht auch ein Paar von Leberausstülpungen in jedem Segmente. Für letztere Charaktere sprechen die Organisationsverhältnisse der Stomatopoden. (Hinsichtlich der gemeinsamen Crustaceenstammform vergleiche die ähnlichen Aufstellungen in Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie pag. 419.)

Zum Schlusse noch einige Hinweise darauf, wie sich die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Crustaceengruppen unter einander darstellen. Den Urphyllopoden stehen unter den Entomostraken die Branchiopoden, unter den Malacostraken Nebalia, und in Hinsicht auf manche Punkte der inneren Organisation die Stomatopoden am nächsten. Unter den Entomostraken haben sich wahrscheinlich die Copepoden am frühesten selbstständig abgezweigt und, während sie in Anpassung an die pelagische Lebensweise eine gewisse Reduction erfuhren (Rückbildung des Rückenschildes, des Herzens, der Respirationsorgane, Verlust des paarigen Auges), in anderer Hinsicht, besonders in Bezug auf den Bau der Mundtheile sehr ursprüngliche Verhältnisse bewahrt. Die übrigen Entomostraken (Phyllopoden, Ostrakoden und Cirripedien) scheinen einander etwas näher zu stehen. Unter den Phyllopoden stellen die kleinen, aus wenigen Körpersegmenten bestehenden Cladoceren eine offenbare Rückbildungsform der Estheriden dar. Für die Ostracoden werden wir eine von einer zweiklappigen Schale völlig umschlossene Urphyllopodenform zum Ausgangspunkte zu nehmen haben, eine Form, welche demnach im Habitus offenbar den Estheriden ähnlich war. Die ursprünglichsten Formen unter den Ostracoden, die Cypridinen, weisen in der Gestaltung der Gliedmaassen deutlich auf die Verwandtschaft mit den Phyllopoden hin. Da wir für die Urphyllopoden einen aus zahlreichen Segmenten bestehenden Körper voraussetzen müssen, so werden wir für die Ostracoden eine secundär eingetretene Verringerung der Segmentzahl anzunehmen haben. Von einer ähnlichen Stammform, wie die Ostracoden, haben wir auch die Cirripedien abzuleiten, bei deren Beurtheilung wir von der freischwimmenden, cyprisähnlichen Larve ausgehen müssen. Allerdings wird für die Cirripedien im Anschlusse an Claus vielfach eine nähere Verwandtschaft mit den Copepoden angenommen. Letztere Annahme stützt sich auf die Aehnlichkeit der Thoraxgliedmaassen, sowie auf die übereinstimmende Segmentalzahl dieses Körperabschnittes in beiden Gruppen. Da aber diese Merkmale in beiden Gruppen selbstständig erworben sein können, wie sie denn auch thatsächlich bei anderen Crustaceen wiederkehren (die Zahl von sechs Thoraxsegmenten z. B. auch bei den Cladoceren), so werden wir auf dieselben keine ntscheidendes Gewicht legen können. Fassen wir die typischesten Copepodencharaktere (Rückbildung der Seitenaugen und des Rückenschildes, Auflösung der zweiten Maxille in ein Doppelpaar von Maxillarfüssen) ins Auge, so finden wir, dass dieselben der Cyprislarve der Cirripedien nicht zukommen. Auf das Vorhandensein einer umfangreichen, zweiklappigen Schale, aus welcher der Mantel der ausgebildeten Form hervorgegangen ist, werden wir bei der Beurtheilung der systematischen Stellung der Cirripedien in erster Linie Werth legen müssen. Uns erscheinen demnach die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gruppe zu den Copepoden nur fernere, und

mit Rücksicht auf die cyprisähnliche Larve ist wohl die Ableitung von einer mit zweiklappiger Schale versehenen Urphyllopodenform gerechtfertigt. Wir schliessen uns in dieser Hinsicht den Ausführungen Balfour's (Handbuch der Vergl. Embryologie. Deutsche Ausgabe. I. Bd. pag. 482) und Fowler's (No. 43) an.

Unter den Malacostraken nehmen die Leptostraken, zu denen ausser der jetzt lebenden Gattung Nebalia und Verwandten mit grosser Wahrscheinlichkeit noch eine Reihe fossiler Formen, wie Ceratocaris, Dictyocaris, Hymenocaris zu rechnen ist, die ursprünglichste Stufe ein und zeigen morphologische Charaktere, durch welche sie sich direct an die Phyllopoden anschliessen. Nebalia, deren Bau hauptsächlich durch Claus genauer bekannt geworden ist, wie denn auch die Präcisirung der systematischen Stellung dieser Form auf diesen Forscher zurückzuführen ist, zeigt in der Regioneneintheilung des Körpers, in dem Bau und der Zahl der Gliedmaassen, sowie in zahlreichen Punkten der inneren Anatomie (Vorhandensein eines dem Vorderdarm zuzurechnenden Kaumagens, Zahl und Vertheilung der Leberschläuche) ganz entschiedenen Malacostrakentypus, so dass über die Zurechnung dieser Form zu den Malacostraken kein Zweifel aufkommen kann. Selbst die in acht gleichgestalteten Paaren vorhandenen, phyllopodenbeinähnlichen Thoraxgliedmaassen schliessen sich nach der Gliederzahl ihres Endopoditen den Malacostraken an. Demgegenüber fällt es kaum ins Gewicht, dass das Abdomen an seinem hintersten Ende ein überzähliges, gliedmaassenloses Segment aufweist. Von Merkmalen, durch welche die Nebalien sich an die Phyllopoden anschliessen und daher sich als directe Abkömmlinge der hypothetischen Gruppe der Urphyllopoden darstellen, sind zu erwähnen: das Vorhandensein eines langgestreckten Herzens mit einer grösseren Anzahl venöser Spaltenpaare (vier grosse und drei kleine), die sehr ursprüngliche Gestaltung der Bauchganglienkette, deren Kiefergangliен sich wie bei Branchipus gesondert erhalten haben, die flache, lamellöse, an die Form der Phyllopodenbeine erinnernde Gestaltung der acht Thoraxbeinpaare, an denen eine Sonderung von Maxillarfüssen und Gang- oder Schwimmfüssen noch nicht eingetreten ist, das Vorhandensein einer umfangreichen, zweiklappigen, durch einen eigenen Schliessmuskel verschliessbaren Schale und schliesslich der Besitz zweier langgestreckter, selbstständig beweglicher Furcalfortsätze, welche sehr an die von Branchipus erinnern.

Unter den übrigen Malacostraken nehmen die Stomatopoden eine ungemein selbstständige Stellung ein. Offenbar haben wir es hier mit einem Stamm zu thun, der sich sehr frühzeitig von den Urmalacostraken abgesondert hat. Während die Form des Herzens und vielleicht auch die Vertheilung der Leberschläuche auf ursprüngliche Verhältnisse hinweisen, finden wir nach anderer Richtung vielfach originelle, offenbar selbstständig erworbene Gestaltungsverhältnisse zur Ausbildung gelangt.

Der Hauptstamm der Malacostraken dagegen leitet sich von den Leptostraken unter Vermittlung der Schizopoden ab, unter denen wieder die Euphausiden als die ursprünglichste Gruppe gelten dürfen. Als solche geben sich die letzteren besonders durch die Gestaltung der Thoraxbeine zu erkennen, welche sämmtlich als zweiästige Ruderfüsse entwickelt sind und von ziemlich gleicher Form erscheinen. Die Ansicht, dass die Decapoden von Schizopoden abstammen, wird durch das Vorhandensein eines schizopodenähnlichen Stadiums in der Metamorphose vieler Decapoden besonders gestützt. Unter letzteren schliessen sich die Penaeiden, denen auch die Astaciden nahe stehen, am nächsten an die Schizopoden an. Die übrigen Decapoden erscheinen als abgeleitete Formen der von den Schizopoden ausgehenden Entwicklungs-

reihe. Die Brachyuren, durch zahlreiche als Anomuren bezeichnete Uebergänge mit den Macruren verbunden, müssen als die höchstentwickelte, aber abgeleitetste Gruppe dieser Formenreihe betrachtet werden.

Eine zweite von den Schizopoden ausgehende Formenreihe führt unter Vermittlung der Mysideen und Cumaceen zu den Arthrostraken, welche wir uns unter Rückbildung des Cephalothoraxschildes, des Stielauges und der Exopoditen der Thoraxgliedmaassen aus den Schizopoden hervorgegangen zu denken haben. Letztere Ableitung wurde in neuerer Zeit besonders durch Boas (No. 4) urgirt. Für dieselbe spricht der Bau der Scheerenasseln (Anisopoden), bei denen an den zwei vorderen Thoraxbeinen rudimentäre Exopoditen erhalten sind, sowie sich auch der Rest einer dorsalen Schildduplicatur hier vorfindet. Eine weitere Stütze gewinnt diese Ableitung durch die Beobachtung Nusbaum's, welcher am Embryo von Ligia (Litt. d. Embryo-Entw. No. 85 *a*) für sämmtliche Thoraxbeinpaare eine spaltästige Anlage feststellen konnte. Den Anisopoden stehen die Isopoden, unter denen besonders Asellus ursprüngliche Verhältnisse bewahrt hat, nahe, während die Amphipoden als eine mehr abgeleitete Gruppe dieser Formenreihe betrachtet werden müssen.

Litteratur der Metamorphose der Crustaceen.

Crustaceen im Allgemeinen.

1. **Bate, C. Spence.** *Report on the present state of our knowledge of the Crustacea. Report of the British Association Adv. Sci. For 1878.*
2. **Bate, C. Spence and Westwood, J. O.** *A History of the British Sessile-eyed Crustacea. 2 Vols. London. 1861—1868.*
3. **Bell, Th.** *A History of the British Stalk-eyed Crustacea. London. 1853.*
4. **Boas, J. E. V.** *Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883.*
5. **Claus, C.** *Die morphologischen Beziehungen der Copepoden, Phyllopoden, Cirrhipedien etc. Würzburg. Naturwiss. Zeitsch. 3. Bd. 1862.*
6. **Claus, C.** *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arb. des Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1883.*
7. **Claus, C.** *Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien. 6. Bd. 1885.*
8. **Claus, C.** *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien. 1876.*
9. **Dohrn, A.** *Geschichte des Krebsstammes. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 6. Bd. 1871.*
10. **Dohrn, A.** *Untersuchungen etc. 8. Die Ueberreste des Zoëa-Stadiums in der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Crustaceen-Familien. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. 5. Bd. 1870.*
11. **Dohrn, A.** *Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig. 1881. (Ueber die Bedeutung des Nauplius und die Phylogenie der Crustaceen.)*
12. **Faxon, W.** *Selections from Embryological Monographs, compiled by Alex. Agassiz, W. Faxon and E. L. Mark. I. Crustacea. Mem. Mus. Comparat. Zool. Harvard College. Cambridge. Vol. 9. 1882.*
13. **Faxon, W.** *Bibliography to accompany Selections from embryological monographs compiled by Alex. Agassiz, W. Faxon and E. L. Mark. I. Crustacea. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Cambridge. Vol. 9. 1882.*
14. **Gerstaecker, A.** *Crustacea in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. V. Bd. 1. Abth. 1. Hälfte 1866—1879. 2. Hälfte 1881—1889 noch unvollendet.*

15. **Hatschek, B.** *Beiträge zur Entwicklung der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. Bd. 11. 1877 und Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878. (Ueber die Bedeutung des Nauplius und die Phylogenie der Crustaceen.)*
16. **Müller, F.** *Für Darwin. Leipzig. 1864.*
17. **Packard, A. S.** *On the Homologies of the Crustacean Limbs. Amer. Natural. Vol. 16. 1882.*

Phyllopoden.

18. **Brauer, F.** *Vorl. Mittheilung über die Entwicklung und Lebensweise des Lepidurus (Apus) productus. Sitz. Ber. Acad. Wiss. Wien. 69. Bd. 1874.*
19. **Chambers, V. T.** *The Larva of Estheria mexicana. Amer. Nat. Vol. 19. 1885.*
20. **Claus, C.** *Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. k. Acad. Wiss. Göttingen. 18. Bd. 1873.*
21. **Claus, C.** *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst. Wien. 6. Bd. 1886.*
22. **Ficker, G.** *Zur Kenntniss der Entwicklung von Estheria ticinensis Bals. Criv. Sitz. Ber. Acad. Wiss. Wien. 74. Bd. 1876.*
23. **Grube, E.** *Bemerkungen über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht etc. Arch. f. Naturg. 19. Bd. 1853.*
24. **Joly, N.** *Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina Leach.) etc. Ann. Sc. Nat. (2). Vol. 13. 1840.*
25. **Joly, N.** *Recherches zool. anat. et physiologiques sur l'Isaura cycladoides (= Estheria) nouveau genre etc. Ann. Sc. Nat. (2). Vol. 17. 1842.*
26. **Lereboullet, A.** *Observations sur la génération et le développement de la Limnadia de Hermann. Ann. Sc. Nat. (5). Vol. 5. 1866.*
27. **Leydig, F.** *Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 13. Bd. 1851.*
28. **Packard, A. S.** *A Monograph of North-American Phyllopod Crustacea. 12. Ann. Rep. U. St. Geol. Geogr. Survey. Washington. 1883.*
29. **Sars, G. O.** *Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos Leptodora. Vidensk. Selskab Forhandl. 1873.*
30. **Sars, G. O.** *On some Australian Cladocera raised from dried mud. For. Vidensk. Selskab. Christiania. 1885.*
31. **Zaddach, G.** *De apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Diss. inaug. zootomica. Bonnae. 1841.*

Ostracoden.

32. **Claus, C.** *Zur näheren Kenntniss der Jugendformen von Cypris ovum. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 15. Bd. 1865.*
33. **Claus, C.** *Ueber die Organisation der Cypridinen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 15. Bd. 1865.*
34. **Claus, C.** *Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von Cypris ovum. Schrift. d. Ges. zur Beförd. d. gesammt. Naturw. Marburg. 9. Bd. 1868.*
35. **Zenker, W.** *Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturgesch. 20. Bd. 1854.*

Cirripedien.

36. **Bate, C. Spence.** *On the development of the Cirrhipedia. Ann. and Mag. of Natur. History (2). 8. Bd. 1851.*
37. **Burmeister, H.** *Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüsser. Berlin. 1834.*
38. **Claparède, E.** *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig. 1863. p. 98—101.*
39. **Claus, C.** *Die cypris-ähnliche Larve der Cirrhipedien. Marburg. 1869. Schrift. d. Gesellsch. z. Beförd. d. gesammt. Naturw. 9. Bd. 5. Suppl.-Heft.*
40. **Darwin, Ch.** *A monograph of the sub-class Cirripedia, Ray. Society. 1851—1854. (Besonders wichtig die Darstellung im 2. Bde. [Balanidae]).*
41. **Delage, Yves.** *Evolution de la Sacculine. Arch. Zool. Expér. (2). Tome 2. 1884.*

42. **Dohrn, A.** *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. IX. Eine neue Naupliusform (Archizoëa gigas). Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*
43. **Fowler, G. H.** *A Remarkable Crustacean Parasite and its Bearing on the Phylogeny of the Entomostraca. Quart. Journ. Microsc. Sc. (2). 30. Bd. 1890.*
44. **Hesse, M.** *Mémoire sur les métamorphoses, que subissent pendant la période embryonnaire les Anatifs appelés Scalpels obliques. Ann. Sc. Nat. (4). Tom. 11. 1859.*
45. **Hoek, P. P. C.** *Report on the Cirripedia etc. Challenger Reports. 8. Bd. 1883.*
46. **Hoek, P. P. C.** *Report on the Cirripedia etc. (Anatomical Part). Challenger Reports. 10. Bd. 1884.*
47. **Knipowitsch, N.** *Dendrogaster astericola n. g. et n. sp., eine neue Form aus der Gruppe Ascothoracida. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1891.*
48. **Koren, J., u. Danielssen, D.** *Zoologiske Bidrag. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. V. 3. 1847 (auch in: Isis. 1848).*
49. **Kossmann, R.** *Suctoria und Lepadidae. Arb. Zool. Instit. Würzburg. 1. Bd. 1874.*
50. **Krohn, A.** *Beobachtungen über die Entwicklung der Cirrhipedien. Arch. f. Naturgeschichte. 26. Bd. 1860.*
51. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire de la Laura Gerardiae. Institut de France. Mém. de l'Académie des Sciences. Tome 42. 1882. Ferner in: Arch. Zool. Expér. 8. Bd. 1879—1880.*
52. **Lang, A.** *Ueber die Metamorphose der Naupliuslarven von Balanus mit Rücksicht auf die Gestaltung der Gliedmaassen und die Verwandlung in die Cypris-ähnliche Larve. Mitth. Aargauische nat. Gesellsch. 1. Bd. 1878.*
53. **Metschnikoff, E.** *Sitz. Ber. Versamml. deutsch. Naturforsch. zu Hannover 1865. pag. 218.*
54. **Müller, Fr.** *Die Rhizocephalen, eine neue Gruppe schmarotzender Kruster. Arch. f. Naturgesch. 28. Bd. 1862.*
55. **Müller, Fr.** *Die zweite Entwicklungsstufe der Wurzelkrebse (Rhizocephalen). Arch. f. Naturgesch. 29. Bd. 1863.*
56. **Noll, C.** *Kochlorine hamata, ein bohrendes Cirrhiped. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*
57. **Norman.** *Ueber Synagoga mira. Report of the British Assoc. 1887 (1888).*
58. **Pagenstecher, A.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Lepas pectinata. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 13. Bd. 1863.*
59. **Schultze, Max.** *Zoolog. Skizzen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 4. Bd. 1853. p. 189.*
60. **Thompson, J. V.** *Zoological Researches and Illustrations. Vol. 1. Part 1. Memoir 4: On the Cirripedes or Barnacles etc. Cork. 1830.*
61. **Thompson, J. V.** *Discovery of the Metamorphosis in the second type of the Cirripedes, viz. the Lepades etc. Philos. Transactions. London. 1835. Part II.*
62. **Willemoës-Suhm, R. von.** *On the development of Lepas fascicularis. Phil. Transact. London. Vol. 166. 1876. Part I.*
63. **Willemoës-Suhm, R. von.** *On a Crustacean Larva at one time supposed to be the Larva of Limulus (veröffentl. von Ray Lankester). Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23. 1883.*

Copepoden.

64. **Claus, C.** *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. f. Naturg. Bd. 1858.*
65. **Claus, C.** *Untersuchungen über die Organisation und Verwandtschaft der Copepoden. Würzb. Naturw. Zeitschr. 3. Bd. 1862.*
66. **Claus, C.** *Ueber den Bau und die Entwicklung von Achtheres percarum. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 11. Bd. 1862.*
67. **Claus, C.** *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Leipzig. 1863.*
68. **Claus, C.** *Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*
69. **Claus, C.** *Ueber Lernaeascus nematoxys Cls. und die Familie der Philichthyden. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. Bd. 1887.*
70. **Claus, C.** *Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Lernaeen. Schrift. Ges. zur Beförd. d. Gesammt. Naturw. Marburg. 1868. 9. Bd. 2. Suppl.-Heft.*
71. **Claus, C.** *Ueber den Bau u. d. Entwicklungsgesch. parasitischer Crustaceen. Cassel. 1858.*

72. **Claus, C.** *Zur Morphologie der Copepoden. 3. Ueber die Leibesgliederung und die Mundwerkzeuge der Schmarotzerkrebse. Würzburg. Naturw. Zeitschr. 1. Bd. 1860.*
73. **Grobben, C.** *Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien. 3. Bd. 1881.*
74. **Hartog, M. M.** *The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. Trans. Linn. Soc. (2) Vol. 5. Part. I. 1888.*
75. **Hartog, M. M.** *The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.*
76. **Kellikott, D. S.** *A larval Argulus. North. Amer. Entomol. Vol. 1.*
77. **Kollar, V.** *Beiträge zur Kenntniss der lernaeenartigen Crustaceen. Ann. d. Wien. Mus. 1. Bd. 1835.*
78. **Leydig, Fr.** *Ueber Argulus foliaceus. Neue Mitth. Arch. f. Micr. Anat. 33. Bd. 1889.*
79. **Nordmann, v.** *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. II. Heft. 1832.*
80. **Salensky.** *Sphaeronella Leuckartii. Arch. f. Naturgesch. 34. Bd. 1868.*
81. **Vejdowsky, F.** *Untersuchungen über die Anatomie und Metamorphose von Trachelias tes polycolpus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*

Leptostraken.

82. **Metschnikoff, E.** *Zur Entwicklung von Nebalia (Russisch). 13. Bd. Sapiski Acad. St. Petersbourg. 1868.*

Stomatopoden.

83. **Brooks, W. K.** *The larval stages of Squilla Empusa Say. Chesapeake Zoological Laboratory. Scientific Results of the Session of 1878. Baltimore. 1879.*
84. **Brooks, W. K.** *Report on the Stomatopoda collected by H. M. S. Challenger. Challenger Reports. Vol. 16. 1886.*
85. **Brooks, W. K.** *Notes on the Stomatopoda. Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 17. 1886.*
86. **Claus, C.** *Die Kreislaufsorgane und Blutbewegung der Stomatopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1883.*
87. **Claus, C.** *Die Metamorphose der Squilliden. Abh. d. königl. Ges. Wiss. Göttingen. 16. Bd. 1871.*
88. **Müller, F.** *Bruchstück zur Entwicklungsgeschichte der Maulfüsser. Arch. f. Naturg. 28. Bd. 1862.*
89. **Müller, F.** *Ein zweites Bruchstück aus der Entwicklungsgeschichte der Maulfüsser. Arch. f. Naturg. 29. Bd. 1863.*

Schizopoden.

90. **Brook, G. and Hoyle, W. E.** *The Metamorphosis of British Euphausiidae. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. 15. Vol. 1887—1888.*
91. **Claus, C.** *Ueber einige Schizopoden und niedere Malacostraken. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 13. Bd. 1863.*
92. **Dohrn, A.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Arthropoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871. pag. 375. Penueuszoëa = Larve von Euphausia.*
93. **Metschnikoff, E.** *Ueber ein Larvenstadium von Euphausia. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 19. Bd. 1869.*
94. **Metschnikoff, E.** *Ueber den Naupliuszustand von Euphausia. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
95. **Sars, G. O.** *Report on the Schizopoda. In Challenger Reports. Vol. 13. 1885.*

Cumaceen.

96. **Dohrn, A.** *Ueber Bau und Entwicklung der Cumaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 5. Bd. 1870.*

Decapoden.

97. **Bate, C. Spence.** *On the development of Decapod Crustacea. Phil. Transact. Roy. Society London. 148. Bd. 1859.*
98. **Bate, C. Spence.** *Carcinological Gleanings. No. IV. Ann. and Mag. Nat. Hist. (4). 2. Bd. 1868. (Larven von Porcellana, Pagurus, Palinurus etc.)*

99. **Bate, C. Spence and Power, W. H.** *On the development of the Crustacean Embryo and the Variations of Forms exhibited in the Larva of thirty-eight genera of Podophthalmia. Ann. Mag. Nat. Hist. (4). 18. Bd. 1876.*

100. **Bate, C. Spence.** *Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger. Challenger-Reports. Vol. 24. 1888.*

101. **Birge, E. A.** *The first Zoëa Stage of Pinnotheres ostreum. Amer. Natur. Vol. 16. 1882.*

102. **Birge, E. A.** *Notes on the development of Panopaeus Sayi. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins. Univ. Vol. 2. 1883.*

103. **Boas, J. E. V.** *Amphion und Polycheles (Willemoesia). Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879.*

104. **Boas, J. E. V.** *Studier over Dekapodernes Slägtskabsforhold. Kong. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter. Naturvid. og mathem. Afd. (6). 2. Bd. Kjöbenhavn. 1880.*

105. **Boas, J. E. V.** *Kleinere carcinologische Mittheilungen. (Spengels Zool. Jahrb. Abth. f. System. 4. Bd. 4. Heft. 1889. 2.) Ueber den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser- und der Süsswasserform von Palaemonetes varians.*

106. **Brook, G.** *On the rate of development of the common shore-crab (Carcinus maenas). Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 14.*

107. **Brook, G.** *Lucifer-like Decapod Larva. Proc. Roy. Soc. Edinbourg. Vol. 15. (Calliaxislarve.) 1887—1888.*

108. **Brooks, W. K.** *The Embryology and Metamorphosis of Sergestidae. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.*

109. **Brooks, W. K.** *Lucifer, a study in Morphology. Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 173. 1882.*

110. **Brooks, W. K.** *The Metamorphosis of Penaeus. Johns Hopkins Univ. Circ. Vol. 2. 1882. Auch in: Ann. and Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 11. 1883.*

111. **Brooks, W. K.** *A preliminary abstract of researches by W. K. Brooks and F. H. Herrick on the life history of Stenopus. John. Hopkins Univ. Circul. Vol. 8. Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. 1889.*

112. **Brooks, W. K. and Wilson, E. B.** *The first Zoëa of Porcellana. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. 2. Bd. 1881.*

113. **Claus, C.** *Zur Kenntniss der Malacostrakenlarven. Würzburg. Naturw. Zeitschr. 2. Bd. 1861.*

114. **Conn, H.** *The significance of the larval skin of decapods. Stud. Biol. Laborat. J. Hopkins Univ. Vol. 3.*

115. **Conn, H.** *Evidence of a Protozoëa stage in crab development. John Hopkins Univ. Circul. Vol. 3. Auch in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5). Vol. 13. 1884.*

116. **Couch, R. Q.** *On the Metamorphoses of the Decapod Crustaceans. The Eleventh Ann. Report of the Roy. Cornwall Polytechnic Society. Falmouth. 1848.*

117. **Czerniawski, W.** *Die megalopa-ähnlichen Krabbenlarven. Arb. Soc. Entom. Ross. Petersburg. 11. Bd. 1880.*

118. **Czerniawski, W.** *Crustacea decapoda Pontica littoralia. II. Beilage zum 13. Bd. der Schr. Naturf. Ges. Charkoff. 1884. (Russisch, hat uns nicht vorgelegen.)*

119. **Dohrn, A.** *Untersuchungen etc. 6. Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse (Decapoda Loricata). Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

120. **Dohrn, A.** *Untersuchungen etc. 10. Beiträge zur Kenntniss der Malacostraken und ihrer Larven. (Amphion, Lophogaster, Portunus, Pandalus, Galathea, Elaphocaris.) Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

121. **Dohrn, A.** *Untersuchungen etc. 11. Zweiter Beitrag zur Kenntniss der Malacostraken und ihrer Larvenformen (Zoëae). Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

122. **Du Cane, C.** *On the Metamorphoses of the Crustacea. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 3. Bd. 1839.*

123. **Ehrenbaum, E.** *Zur Naturgeschichte von Crangon vulgaris. Fabr. Sonderbeilage zu den Mittheil. der Sektion f. Küsten- u. Hochseefischerei des Deutschen Fischerei-Vereins. Berlin. 1890.*

124. **Faxon, W.** *On the development of Palaemonetes vulgaris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Cambridge. 5. Bd. 1879.*

125. **Faxon, W.** *On some points in the structure of the embryonic Zoëa. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Cambridge. 6. Bd. 1880.*

126. **Faxon, W.** *On some young stages in the development of Hippa, Porcellana and Pinnixa. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Cambridge. 5. Bd. 1879.*

127. **Faxon, W.** *A revision of the Astacidae. Mem. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard College. Cambridge. 1885. Vol. 10. (Jugendstadien von Cambarus.)*

128. **Gegenbaur, C.** *Organisation von Phyllosoma etc. Müllers Arch. f. Anat. und Phys. 1858.*

129. **Göldi, Em. A.** *Studien über neue oder weniger bekannte Podophthalmen Brasiliens. Arch. f. Naturgesch. 52. Jahrg. 1886. (Junge von Dilocarcinus septemdentatus.)*

130. **Gourret, P.** *Considérations sur la faune pélagique du Golfe de Marseille etc. Ann. Mus. H. Nat. Marseille. Tom. 2. (Pontonia, Inachus, Xantho, Porcellana, Dromia, Pisa, Lambrus, Pilumnus, Pinnotheres.)*

131. **Haswell, W. A.** *Note on the Phyllosoma Stage of Ibacus Peronii, Leach. Proc. Linn. Soc. New South Wales. 4. Bd. 1879.*

132. **Herrick, F. H.** *The development of Alpheus. J. Hopk. Univ. Circ. Vol. 7. 1888.*

133. **Herrick, F. H.** *The abbreviated metamorphosis of Alpheus and its relation to the conditions of life. John Hopkins Univ. Circ. Vol. 7. 1888.*

134. **Huxley, T. H.** *Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Intern. wiss. Bibliothek. 48. Bd. Leipzig. 1881.*

135. **Joly, N.** *Études sur les Mœurs, le Développement et les Métamorphoses d'une petite Salicoque d'Eau douce (Caridina Desmarestii) etc. Ann. Sc. Nat. (2). 19. Bd. 1843.*

136. **Kröyer, H.** *Monographisk Fremstilling af Slægten Hippolytes Nordiske Arter etc. Kjöbenhavn. 1842. K. Danske Vidensk. Selskab. Naturvid. og mathem Af. 9. Bd. (Larven von Hippolyte, Homarus und Cymopolia.)*

137. **Mayer, P.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 11. Bd. 1877.*

138. **Mayer, P.** *Carcinologische Mitth. 9. Die Metamorphosen von Palaemonetes varians Leach. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. 2. Bd. 1881. (Mit einer Notiz über die aus dem Ei schlüpfende Squillalarve.)*

139. **Mercanti, F.** *Sullo sviluppo postembrionale della Telphusa fluviatilis. Lat. Bull. Soc. Entom. Ital. Anno 17. 1885. Auch in: Arch. Ital. de Biol. Tom. 8.*

140. **Müller, F.** *Die Verwandlung der Porcellanen. Arch. f. Naturgesch. 28. Bd. 1862.*

141. **Müller, F.** *Die Verwandlung der Garneelen. Arch. f. Naturgesch. 29. Bd. 1863.*

142. **Müller, F.** *Ueber die Naupliusbrut der Garneelen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. 1878.*

143. **Müller, F.** *Palaemon potiuna. Ein Beispiel abgekürzter Entwicklung. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.*

144. **Packard, A. S.** *Notes on the early larval stages of the fidler Crab (Gelasimus pugnax) and of Alpheus. Amer. Natur. 1881. Auch in: Ann. Mag. Nat. Hist. (5). 8. Bd.*

145. **Rathke, H.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Arch. f. Naturgesch. 6. Bd. 1840. (Homarus, Pagurus, Galathea, Hyas.)*

146. **Richters, F.** *Die Phyllosomen. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Loricaten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 23. Bd. 1873.*

147. **Ryder, J. A.** *Metamorphoses of Homarus americanus. Amer. Nat. Vol. 20.*

148. **Sars, G. O.** *Om Humerens postembryonale Udvikling. Forhandl. Vidensk. Selsk. Christiania. 1875.*

149. **Sars, G. O.** *Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. I. Nephrops, Calocaris, Gebia. Arch. f. Mathem. og Naturvid. 9. Bd. 1884.*

150. **Sars, G. O.** *Bidrag til Kundskaben om Dekapodernes Forvandlinger. II. Lithodes, Eupagurus, Spiropagurus, Galathodes, Galathea, Munida, Porcellana (Nephrops). Arch. f. Mathem. og Naturvid. 13. Bd. 1889.*

151. **Sars, G. O.** *Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. III. Fam. Crangonidae. Arch. f. Mathem. og. Naturvid. 14. Bd. 1890. (Crangon, Cheraphilus, Pontophilus, Sabinaea und Sclerocrangon boreas).*

152. **Smith, Sidney J.** *The early stages of Hippa talpoidea. Trans. Connect. Acad. Arts and Sc. 3. Bd. 1877.*

153. **Smith, Sidney J.** *The early stages of the American Lobster (Homarus americanus Edwards). Trans. Connecticut Acad. of Arts and Sc. Vol. 2. 1873.*

154. **Smith, Sidney J.** *The metamorphoses of the Lobster and other Crustacea. Rep. U. S. Fish. Comm. 1871—1872. Washington 1873.*

155. **Stuxberg, A.** *Karcinologiska Iakttagelser. Öfvers. k. Svenska Vetensk. Akad. Förhandl. 30. Bd. 1874. (Stenorhynchus, Carcinus, Portunus, Galathea, Hippolyte, Palaemon, Pachybdella.)*

156. **Westwood, J. O.** *On the supposed Existence of Metamorphoses in the Crustacea. Phil. Transact. Roy. Soc. London. 1835 (Gecarcinus).*

157. **Willemoës-Suhm, R. v.** *Preliminary Remarks on the Development of some Pelagic Decapods. Proc. Roy. Soc. London. 24. Bd. 1876.*

Anisopoden.

158. **Claus, C.** *Ueber Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*
159. **Claus, C.** *Ueber Apseudes Latreillii Edw. und die Tanaiden. II. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. Bd. 1887.*
160. **Dohrn, A.** *Untersuchungen etc. 7. Zur Kenntniss vom Bau und der Entwicklung von Tanais. Jen. Zeitschr. 5. Bd. 1870.*

Isopoden.

161. **Bate, C. Spence.** *On Praniza and Anceus and their Affinity to each other. Ann. Mag. Nat. Hist. (3). 2. Bd. 1858.*
162. **Beneden, E. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I. Asellus aquaticus. Bull. Acad. Roy. Belg. (2). Tom. 28. 1869.*
163. **Dohrn, A.** *Die embryonale Entwicklung des Asellus aquaticus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 17. Bd. 1867.*
164. **Dohrn, A.** *Untersuch. etc. 4. Entwicklung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*
165. **Fraisse, P.** *Die Gattung Cryptoniscus Fr. Müller. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 4. Bd. 1878.*
166. **Fraisse, P.** *Entoniscus Cavolinii n. sp. nebst Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 4. Bd. 1878.*
167. **Giard, A. et Bonnier, J.** *Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. Inst. Zool. Lille. Tome 5. 1887.*
168. **Hesse, E.** *Mémoire sur les Pranizes et les Ancées. Ann. Sc. Nat. (4). 9. Bd. 1858.*
169. **Kossmann, R.** *Die Entonisciden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*
170. **Kossmann, R.** *Studien über Bopyriden. II. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*
171. **Kossmann, R.** *Studien über Bopyriden. III. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3 Bd. 1882.*
172. **Müller, F.** *Entoniscus Porcellanae, eine neue Schmarotzerassel. Arch. f. Naturgesch. 28. Bd. 1862.*
173. **Müller, F.** *Bruchstücke zur Naturgeschichte der Bopyriden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 6. Bd. 1871.*
174. **Rathke, H.** *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasserassel. Leipzig. 1832.*
175. **Schiödte, J. C. u. Meinert, Fr.** *Symbolae ad monographiam Cymothoarum crustaceorum isopodorum. Nat. Tidskrift. (3). 12. Bd. u. 13. Bd. 1879—1883.*
176. **Walz, R.** *Ueber die Familie der Bopyriden etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1882.*

Amphipoden.

177. **Claus, C.** *Die Platysceliden. Wien. 1887.*

XVI. Capitel.

PALAEOSTRAKEN.

Unter dem Namen Palaeostraken werden von Steinmann und Döderlein die vereinigten Gruppen der Trilobiten, Gigantostraken und Xiphosuren zusammengefasst. Die Vereinigung dieser drei Gruppen, an deren näherer verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit wir kaum zweifeln können, wurde hauptsächlich durch Dohrn (Nr. 11) eingehender begründet. Die Xiphosuren, unter denen die Gattung Limulus als einziger jetzt lebender Repräsentant dieser Gruppe für uns von besonderem Interesse ist, zeigen in der Gestaltung des Cephalothoraxschildes (besonders von Belinurus) eine auffallende Uebereinstimmung mit den Trilobiten, auf welche auch die Entwicklungsstadien von Limulus hinweisen. Andererseits schliessen sich die Gigantostraken (Eurypterus, Pterygotus) in der Regioneneintheilung des Körpers und im Gliedmaassenbaue sehr nahe an Limulus an. Wie Limulus besitzen sie eine vordere Cephalothoraxregion, deren sechs zum Theil scheerentragende Extremitätenpaare sich durch ihren verbreiterten Coxalabschnitt an dem Kaugeschäfte betheiligen. Die Kauregion wird nach hinten durch eine als Metastom bezeichnete Unterlippenbildung (bei Limulus durch paarige Chilaria [Fig. 335 *ch* und 336 *B* pag. 521] vertreten) abgegrenzt. Es folgt sodann eine aus sechs Körpersegmenten bestehende gegliederte Region (Praeabdomen), deren blattförmige Extremitäten der Respiration dienten, während sich hinten ein aus sechs gliedmaassenlosen Segmenten und dem Telson bestehendes Postabdomen (bei Limulus nur in reducirtem Zustande vorhanden) anschliesst. Wollten wir — wie dies vielfach geschehen ist — die Palaeostraken den Crustaceen unterordnen, so wäre dies nur unter einer Erweiterung des Begriffes der Crustaceen möglich. Die Crustaceen erscheinen durch den Besitz zweier präoraler Antennenpaare, welche sich im ausgebildeten Zustande an dem Kaugeschäfte nicht betheiligen und nebst locomotorischen Functionen hauptsächlich der Sinnesperception dienen, als eine einheitliche Gruppe[1]) charakterisirt. Ausserdem erscheint für ihre Entwicklung das Naupliusstadium ungemein typisch.

[1]) Auch im Bau der Mundwerkzeuge, welche in der typischen Form der Mandibeln und Maxillen entwickelt sind, sowie durch die Lagerung der in verschiedenen Krebsgruppen auftretenden paarigen Unterlippenbildung (Paragnathen) hinter den Mandibeln und vor den Maxillen unterscheiden sich die Crustaceen von den Palaeostraken. Für die Locomotion kommen die Kieferpaare der Crustaceen an den ausgebildeten Formen kaum mehr in Betracht.

Den Palaeostraken hingegen scheinen diese beiden Merkmale zu fehlen. Wir werden desshalb die systematische Stellung der Palaeostraken vielleicht richtiger beurtheilen, wenn wir sie nicht als echte Crustaceen betrachten, sondern als eine selbstständige Gruppe auffassen, welche zwar mit den Crustaceen verwandt ist, aber sich von den hypothetischen Ahnenformen der Crustaceen (Protostraken) als selbstständiger Seitenast abgezweigt hat, bevor es zur Entwicklung der für die ersteren typischen Charaktere (zwei Antennenpaare, Entwicklung durch ein Naupliusstadium) gekommen war (vgl. oben pag. 498). Eine bei den Palaeostraken sehr ausgebreitete Erscheinung, welche in dieser Ausdehnung bei den echten Crustaceen nicht wiederkehrt, ist die häufige Verschmelzung der hintersten Körpersegmente zu einem einheitlichen Abschnitte (Pygidium), eine Erscheinung, welche offenbar eine Anpassungsform an das Vermögen der Einrollung darstellt.

Unter den Palaeostraken nehmen die Trilobiten durch die mehr homonome Segmentirung des postcephalischen Abschnittes und den — wie es nach Walcott scheint — einheitlichen Charakter der zahlreichen Extremitäten die niederste Entwicklungsstufe ein. Im Bau der Extremitäten zeigen sie nach den Untersuchungen von Walcott (Nr. 5) eine auffällige Uebereinstimmung mit dem Typus der Crustaceengliedmaassen. Die Beine der Trilobiten (Fig. 326) sind zweiästig, mit einem fünf- oder mehrgliedrigen Endopoditen (*en*), welcher mit einer Kralle endete, und einem zwei- bis dreigliedrigen Exopoditen (*ex*). An der Aussenseite des Coxal(Basal)-gliedes finden sich spiralige als Kiemen gedeutete Epipodialanhänge (*ep*) befestigt. Es sei hier darauf hingewiesen, dass auch bei Limulus durch das Vorhandensein eines als Exopodit aufzufassenden Anhanges am sechsten Extremitätenpaare (Fig. 335, *x*, pag. 520), sowie durch die Gestaltung der Abdominalbeine (a_1, a_2) der zweiästige Charakter der Crustaceenbeine zum Ausdruck kommt.

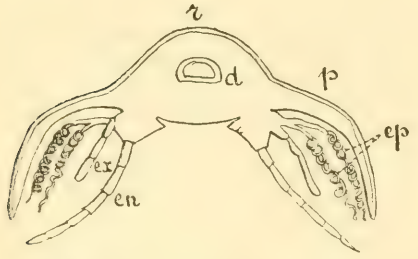


Fig. 326. Schematischer Querschnitt durch ein Rumpfsegment eines Trilobiten (nach Walcott, aus Lang's Lehrbuch).
en Endopodit, *ep* Epipodialanhänge, *ex* Exopodit, *d* Darmcanal, *r* Rhachis, *p* Pleuren.

Wenn sich so die Palaeostraken nach einer Richtung an die Crustaceen und deren hypothetische Stammgruppe, die Protostraken, anschliessen, so werden sie für uns noch dadurch von grösserem Interesse, dass sie wahrscheinlich die Ausgangs-Gruppe darstellen, aus welcher die luftathmenden Arachnoiden sich herausgebildet haben. Die Ansicht von der näheren Verwandtschaft der Arachnoiden — vor Allem der Scorpione — mit Limulus, zuerst von Strauss-Dürkheim ausgesprochen und neuerdings durch Ray-Lankester (No. 16) auf breiterer Basis begründet, erscheint durch so zahlreiche Uebereinstimmungen des Baues und der Entwicklung beider Gruppen gestützt, dass wir uns derselben nicht verschliessen können. Wir werden auf dieselbe unten (vgl. pag. 530 u. ff.) ausführlicher zurückkommen.

Von den Entwicklungsstadien der fossilen Palaeostraken sind nur wenige durch die günstige Beschaffenheit des sie einschliessenden Ge-

steines unserer Untersuchung erhalten geblieben. Immerhin kennt man Entwicklungsstadien zahlreicher Trilobitenformen und ist es für manche Formen gelungen, ziemlich complete Entwicklungsserien zusammenzustellen, so dass wir über die Metamorphose der Trilobiten hinsichtlich mancher wichtiger Punkte orientirt sind. Dagegen scheinen über Entwicklungsstadien von Gigantostraken bisher keine Beobachtungen vorzuliegen.

I. Trilobiten.

Wenngleich neuere Untersuchungen (Ford, No. 2, 3, Walcott, No. 6, Matthew, No. 4) vorliegen, so bilden doch die älteren Angaben von Barrande (No. 1), denen wir hier folgen, die Grundlage für unsere Kenntniss der Metamorphose der Trilobiten. Barrande unterschied vier Entwicklungstypen der Trilobiten, welche er übrigens selbst nur als provisorisch aufgestellt betrachtet wissen wollte. Drei dieser Entwicklungsweisen lassen sich als Modificationen eines Typus betrachten, während der Agnostus-Typus den übrigen schärfer gegenüber zu stehen scheint.

1. Entwicklungstypus mit später Ausbildung des definitiven Pygidiums.

Eine sehr vollständige, durch zahlreiche aufeinander folgende Stadien vermittelte Metamorphose ist durch Barrande für Sao hirsuta bekannt geworden (Fig. 327), welche Form dem ersten Entwicklungstypus Barrande's folgt. Die jüngsten bekannt gewordenen Stadien (*A*) weichen im Aussehen noch sehr von der ausgebildeten Form ab. Sie sind ungemein klein ($^2/_3$ Millimeter Durchmesser), rundlich, scheibenförmig und zeigen noch keinen Zerfall des Körpers in scharf gesonderte Segmente. Der Körper besteht zum grössten Theile aus der Anlage des späteren Kopfabschnittes, an welchem man bereits die Glabella durch Dorsalfurchen von den Wangen abgesetzt erkennt. Nach vorne erscheint die Glabella noch nicht deutlich begrenzt. Zu ihren beiden Seiten kann man dicht am Vorderrande des Körpers zwei bogenförmige Einbiegungen erkennen, welche — wie man vermuthen darf — mit der Anlage der Augen (*a*) in Beziehung stehen. Die Anlage des Kopfschildes nimmt den grössten Theil des ganzen Körpers ein. Ein ganz kleiner hinterer Abschnitt zeigt die Anlagen einiger weniger undeutlicher Körpersegmente. Einige Zacken des Hinterrandes sind auf die Pleuren dieser Segmente zu beziehen. Diese Region enthält in nuce die Anlage des ganzen späteren Thorax und des Pygidiums.

In einem wenig späteren, bereits etwas gestreckteren Stadium (*B*) hat sich der Kopfabschnitt des Körpers durch eine scharfe Grenze von der erwähnten hinteren Körperregion abgesetzt. In dieser letzteren sind die Segmentanlagen deutlicher geworden, und ihre Zahl hat zugenommen. Von derselben wird in den nun folgenden Stadien (*C, D, E*) die Thoraxregion angelegt, indem die vordersten, am meisten entwickelten Segmente sich abgliedern und als frei bewegliche Segmente der Thoraxregion selbstständig werden. Während die Region der hinteren verschmolzenen Segmentanlagen auf diese Weise nach vorne successive Segmente abgiebt, werden an ihrem hinteren Ende immer neue Segmentanlagen producirt. Man darf diese Region der hinteren noch unvollständig getrennten Segmentanlagen, welche nichts weiter ist, als die Knospungszone der noch

fehlenden Thoraxsegmente, nicht mit dem Pygidium des ausgebildeten Thieres verwechseln. Sie wurde von Barrande als „Pygidium transitoire“ bezeichnet und unterscheidet sich auch äusserlich von dem definitiven Pygidium; denn während letzteres bei Sao und Dalmanites ganzrandig erscheint, trägt das transitorische Pygidium nach hinten frei vorspringende Zacken, welche zu der Entwicklung der Pleuren der freien Thoraxsegmente in Beziehung stehen. Erst nachdem die volle Zahl (bei Sao 17) der freien Thoraxsegmente zur Ausbildung gekommen ist, entwickelt sich das bei Sao sehr kurze definitive Pygidium.

Während auf diese Weise die Gliederung der ausgebildeten Form allmählich erreicht wird, erleidet der Kopfabschnitt anscheinend durch einfache Wachsthumsveränderungen Umbildungen, welche denselben der

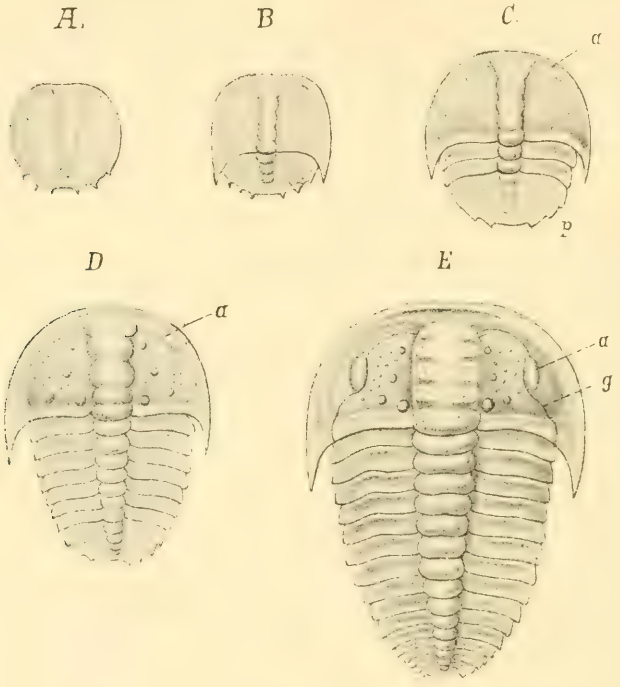


Fig. 327. Fünf Entwicklungsstadien von Sao hirsuta (nach Barrande).
A jüngstes Stadium, *B* etwas älteres Stadium mit deutlicher Abgrenzung des Kopfabschnittes, *C* Stadium mit zwei freien Thoraxsegmenten, *D* Stadium mit sieben freien Thoraxsegmenten, *E* Stadium mit zwölf freien Thoraxsegmenten.
a Augenanlage, *g* Gesichtsnaht, *p* transitorisches Pygidium.

Gestaltung der ausgebildeten Form entgegenführen. Es erscheinen der Limbus, die Occipitalfurche, die Hörner der Hinterecken. Die Glabella grenzt sich schärfer ab und zeigt durch die auftretenden Querfurchen die Andeutungen einer Segmentirung. Schliesslich wird die Gesichtsnaht (*g*) deutlich erkennbar, und es entwickelt sich die für Sao charakteristische gekörnelte Verzierung der Oberfläche. Während die genannten Entwicklungserscheinungen nur selbstverständliches darbieten, ist die Lageveränderung der Augenanlage (*a*) mit Rücksicht auf die Position der Seitenaugen von Limulus von grossem Interesse. Die Augenanlage liegt

ursprünglich ganz nahe dem Vorderrande des Kopfschildes zu den Seiten der Glabella. Die Augen erscheinen mit ihrem grössten Durchmesser quer gestellt. Die Lage der Augen erinnert in diesen frühen Stadien einigermassen an das Verhältniss, welches bei Cromus intercostatus zeitlebens besteht. Erst in den späteren Entwicklungsstadien von Sao rücken die Augen seitlich von der Glabella ab und nach hinten und stellen sich mit ihrem Längendurchmesser parallel zur Längsaxe des Körpers.

In ganz übereinstimmender Weise verläuft auch die Entwicklung von Dalmanites socialis. Ebenso scheint auch die durch Matthew (No. 4) bekannt gewordene Metamorphose von Ptychoparia Linnarssoni in nichts Wesentlichem von dem Entwicklungstypus von Sao abzuweichen. Auffällig ist für die ersten Stadien von Ptychoparia die genäherte Lage der beiden Dorsalfurchen, wodurch eine Schmalheit der vorne noch nicht geschlossenen Glabella resultirt. An lezterer bemerkt man, dass die durch die Querfurchen getrennten hinteren Segmente Anfangs bedeutend kürzer und

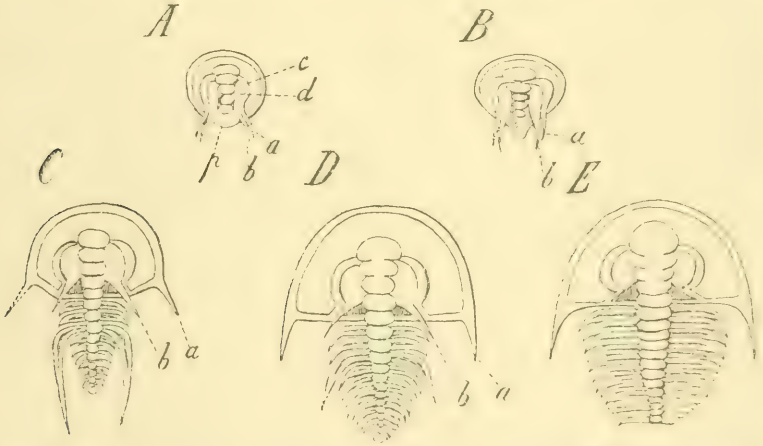


Fig. 328. Fünf Entwicklungsstadien von Olenellus asaphoides (nach Ford). *A* und *B* jüngere Entwicklungsstadien, *C* und *D* ältere Stadien, *E* ausgebildete Form. *a* Wangenstachel, *b* innerer Stachel, *c* Augenanlage, *d* innerhalb der Augenanlage gelegener Wulst, *p* transitorisches Pygidium.

gedrängter sind, als die langgestreckten, vorderen Abschnitte, was sich bei weiterer Entwicklung des Kopfabschnittes ausgleicht. Auch hier finden sich Lageveränderungen der Augenanlage, allerdings in anderer Art, als wir sie oben für Sao und Dalmanites angegeben haben.

Von besonderem Interesse sind die Angaben von Ford (No. 2 und 3) über die Entwicklungsstadien des amerikanischen Olenellus asaphoides. Wie bei Sao, so sind auch hier die jüngsten Stadien (Fig. 328 *A*) scheibenförmig. Man erkennt eine aus fünf hintereinanderliegenden Segmenten bestehende Anlage der Glabella und einen dahinter gelegenen noch unsegmentirten, kleinen Körperabschnitt (*p*), in welchem die Anlage des gesammten Thorax und Pygidiums vorliegt. Schon im nächsten Stadium (*B*) zeigt dieser Abschnitt die ersten Spuren einer Segmentirung. Zu beiden Seiten der Glabella liegen je zwei S-förmig gekrümmte Wülste (*c*, *d*), welche sich nach hinten in den Rand des Körpers überragende Stacheln (*a*, *b*) fort-

setzen. Von diesen Wülsten stellt der äussere (*c*) die Augenanlage dar, während der innere (*d*) in die Bildung des festen Theils der Wange übergeht. Von den beiden nach hinten sich erstreckenden Stachelpaaren geht das äussere (*a*) wahrscheinlich in den Wangenstachel an den Hinterecken des Kopfschildes über. Die inneren Stacheln (*b*) bleiben noch in späteren Stadien erkennbar, verschwinden aber später und sind an dem ausgebildeten Thiere (*E*) nur durch eine Leiste, welche schräg von dem Auge zum Hinterrande des Kopfschildes zieht, repräsentirt. Wie man sieht, schiebt sich während der Entwicklung zwischen beide Stachelpaare ein beträchtlicher Theil des Hinterrandes des Kopfschildes ein. Der innere Stachel ist durch seine Lage von einem gewissen Interesse. Wie wir unten bei der Besprechung der Entwicklung des Kopfschildes von Limulus (pag. 527) noch ausführen werden, ist es vielleicht gerechtfertigt, an dem Kopfschilde der Trilobiten (ähnlich wie bei Limulus) drei Regionen zu unterscheiden, deren Grenzen durch die Gesichtsnaht angedeutet wären. Wir würden dann nur den festen Theil der Wange als den zu den hinteren Segmenten der Glabella gehörigen Pleuralantheil betrachten können, während der bewegliche Theil der Wangen sammt den Augen ursprünglich dem vordersten Kopfsegmente zugehörte und, indem er die hinteren Kopfsegmente seitlich umwachsen hätte, nach hinten gerückt wäre. Es würde sich hiedurch die Lage der Augen von Limulus an einem hinteren sog. Thoraxsegmente erklären. Wenn wir die Entwicklungsstadien (Fig. 328, *C* und *D*) von Olenellus betrachten, so sehen wir, dass die Pleuren der freien Thoraxsegmente Anfangs seitlich sich nicht weiter erstrecken, als der erwähnte mittlere Antheil des Kopfabschnittes. Es wird daher nahegelegt, die Frage aufzuwerfen, ob der erwähnte innere Stachel nicht auf einen vorspringenden Pleuralfortsatz eines jener hinteren Segmente, welche in die Bildung der Glabella einbezogen wurden, zu beziehen sei.

Die späteren Entwicklungsstadien von Olenellus asaphoides zeichnen sich dadurch aus, dass die Pleuren des dritten freien Thoraxsegmentes auffällig nach hinten verlängert erscheinen (Fig. 328, *C* und *D*), ein Verhalten, welches dem ausgebildeten Zustande fehlt, dagegen bei einigen Paradoxides-Arten für die vorderen Segmente wiederkehrt. Da die Jugendzustände von Olenellus mit diesen Paradoxidesarten überdies durch den abgeknickten Verlauf des Hinterrandes des Kopfschildes übereinstimmen, so scheint in der Metamorphose von Olenellus ein gewisser Hinweis auf die Phylogenie dieser Gattung erhalten zu sein.

Der dritte Entwicklungstypus von Barrande umfasst jene Formen, deren Entwicklungsstadien dieselben Charaktere aufweisen, wie die älteren Stadien von Sao hirsuta. Der Kopfabschnitt zeigt meist bereits die definitiven Gestaltungsverhältnisse; dagegen ist die Zahl der Thoraxsegmente noch unvollständig, während ein als transitorisches Pygidium fungirender hinterer Körperabschnitt durch Abgliederung die noch fehlenden freien Thoraxsegmente liefert. Die weitere Entwicklung verläuft wie bei dem ersten Typus. Wir müssen annehmen, dass in dem dritten Typus Barrande's Formen vereinigt sind, deren jüngste Entwicklungsstadien wir entweder nicht kennen, oder deren Metamorphose thatsächlich in der Weise abgekürzt war, dass sie in einem späteren Entwicklungsstadium aus dem Ei schlüpften. Barrande führt als hieher gehörige Gattungen auf: Arethusina, Cyphaspis, Proetus, Arionellus, Conocephalites, Aeglina, Hydrocephalus, Illaenus, Acidaspis, Ampyx, Ogygia und Triarthus.

Einer noch beträchtlicheren Abkürzung der Metamorphose scheint der vierte Entwicklungstypus von Barrande zu entsprechen. Hier ist der

Kopfabschnitt und der Thorax bereits vollständig entwickelt; dagegen weist das Pygidium noch einen geringeren Entwicklungsgrad auf, insoferne die Zahl der dasselbe zusammensetzenden Segmente noch nicht völlig complet ist. Hieher sind Paradoxides, die der Hausmanni-gruppe zugehörigen Dalmanitesarten, einige Arten von Phacops, Proetus, Asaphus u. A. zu stellen.

2. Entwicklungstypus mit frühzeitiger Ausbildung des definitiven Pygidiums.

Diese Abtheilung entspricht dem zweiten Entwicklungstypus Barrande's, welcher für Agnostus und Trinucleus Geltung hat. Die jüngsten bekannt gewordenen Stadien bestehen bloss aus der Anlage des Kopfschildes und des Pygidiums. Letztere, wenngleich noch unvollkommen, zeigt doch schon im Wesentlichen die Charaktere der ausgebildeten Form. Die Metamorphose beschränkt sich daher auf die Entwicklung der Thoraxregion, welche in der Weise zu Stande kommt, dass — wie bei den früher betrachteten Formen — successive freie Thoraxsegmente sich von dem vorderen Rande des Pygidiums abgliedern. Die übrigen Veränderungen bestehen in der Vermehrung der Segmentanlagen des Pygidiums und in der vollkommeneren Ausgestaltung des Kopfabschnittes. So werden beispielsweise bei Trinucleus die charakteristischen Porenreihen des Limbus ausgebildet u. s. f.

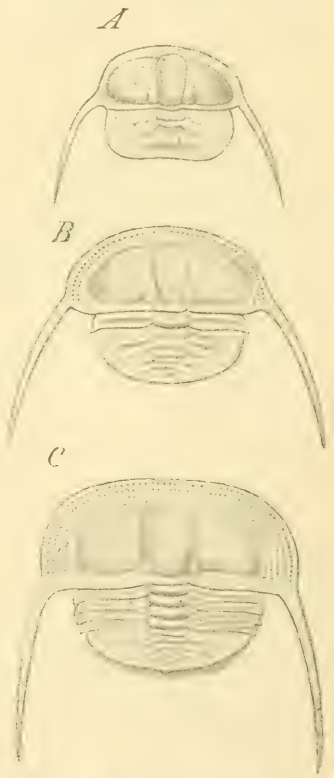


Fig. 329. Drei Entwicklungsstadien von Trinucleus ornatus (nach Barrande).

A jüngstes Stadium, bloss aus Kopfschild und Pygidium bestehend. *B* Stadium mit einem freien Thoraxsegment, *C* Stadium mit vier freien Thoraxsegmenten.

Wir müssen diesen Entwicklungstypus gegenüber dem früheren als einen abgeleiteten betrachten. Bei der Wichtigkeit, welche offenbar dem Vorhandensein des Pygidiums zukam, darf es uns nicht allzusehr verwundern, die Umwandlung der hinteren Körpersegmente zu dieser Bildung bereits in ganz frühe Stadien verlegt zu sehen. Hinsichtlich der geringen Zahl der Segmentanlagen in den ersten Stadien, der Abgliederung der Thoraxsegmente und der Entwicklung neuer Segmentanlagen an seinem hinteren Ende nähert sich das Pygidium der jüngeren Stadien dieses Typus allerdings sehr dem transitorischen Pygidium der oben beschriebenen Typen. Es unterscheidet sich aber von letzterem dadurch, dass es sich hinsichtlich seiner Gestaltungsverhältnisse schon mehr der ausgebildeten Form nähert. Wie man sieht, ist zwischen den beiden hier unterschiedenen Entwicklungstypen kaum eine scharfe Grenze zu ziehen.

Die Entwicklungsstadien von Agnostus und Trinucleus erinnern auffallend an ge-

wisse frühe Ausbildungsstufen des Keimstreifs der Scorpione, wie sie besonders durch Metschnikoff (pag. 540 und 541) bekannt geworden sind. Auch dort finden wir zunächst einen vorderen und hinteren Körperabschnitt, während sich bald einige wenige, successive entstehende, freie Segmente vom hinteren Abschnitte abgliedern und zwischen beide Abschnitte einschieben. Aehnliche Stadien finden wir bei den Spinnen. Wir werden freilich im Auge behalten müssen, dass die freien Segmente dieses Keimstreifs später dem Kopf beigezogen werden und bei den Trilobiten offenbar durch Segmente der Glabella repräsentirt sind. Wir dürfen dieselben also nicht mit den freien Thoraxsegmenten der Trilobiten homologisiren. Immerhin ist aber durch das Vorhandensein eines grösseren verschmolzenen hinteren Körperabschnittes und durch die Art der Segmententstehung eine gewisse Uebereinstimmung gegeben.

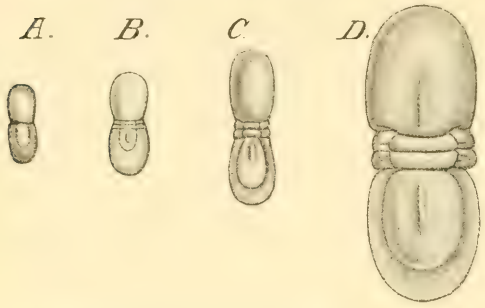


Fig. 330. Vier Entwicklungsstadien von Agnostus nudus (nach Barrande).

A jüngstes Stadium, bloss aus Kopfschild und Pygidium bestehend, *B* Stadium mit den Anlagen der zwei Thoraxsegmente, *C* Stadium nach Abschnürung der beiden Thoraxsegmente, *D* ausgebildete Form.

Es wurde von Barrande darauf hingewiesen, dass die meisten Trilobitenspecies mit Metamorphose den älteren Schichten des böhmischen Silurs angehören, während in den jüngeren Schichten Jugendzustände von Trilobiten bedeutend seltener gefunden werden, obgleich in letzteren Schichten die Zahl der Arten eine reichere ist und die Verhältnisse für die Erhaltung dieser zarten Formen zum Theil auch nicht ungünstige sind. Es erscheint daher nicht ungerechtfertigt, wenn Barrande die Frage aufwirft, ob vielleicht die Metamorphose bei der höheren Entwicklung des Trilobitenstammes durch eine directe Entwicklung ersetzt wurde.

II. Xiphosuren.

Von den hieher gehörigen Formen ist bisher nur Limulus polyphemus auf seine Entwicklungsgeschichte untersucht worden[1]). Die Entwicklungsstadien von Limulus moluccanus sind bisher unbekannt geblieben. Es verdient Erwähnung, dass Willemoes-Suhm (No. 31) eine während der Challenger-Fahrt bei den Philippinen gefangene pelagische Krebslarve, welche den Cirripedien-Larven ähnlich ist (vgl. oben pag. 402), auf Limulus molluccanus beziehen zu können glaubte. Er ist jedoch später selbst von dieser Ansicht abgekommen und hat die betreffende Larve den Cirripedien-Larven zugereiht.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die Eier von Limulus polyphemus werden am Meeresufer in von dem Weibchen gegrabene Löcher im Sande in der mittleren Region zwischen dem niedrigsten und höchsten Wasserstand (Kingsley No. 14)

[1]) Neuerdings auch L. longispinus durch Kishinouye (Zool. Anz. 14. J. No. 369), dessen Angaben hier nicht mehr genauer berücksichtigt werden konnten.

oder nahe der Hochfluthmarke selbst (Lockwood) abgelegt. Dagegen sollen nach einer Bemerkung von Willemoes-Suhm Limulus rotundicauda und Limulus moluccanus ihre Eier nicht ablegen, sondern an den Schwimmfüssen befestigt mit sich herumtragen.

Die Eier sind bei ihrer Ablage von einer sehr dicken, lederartigen aus mehrfachen Schichten zusammengesetzten Membran umhüllt, welche von den Autoren als Chorion bezeichnet wird, und deren Bildung vielleicht (Dohrn No. 11) nicht im Ovarium selbst, sondern in einem besonderen dafür bestimmten Abschnitte der Ausführungsgänge bewirkt wird. Bei der zunehmenden Vergrösserung des Embryos reisst diese Membran, so dass der Embryo in späteren Stadien ausschliesslich von der später gebildeten Cuticula blastodermica bedeckt ist.

Hinsichtlich der ersten Entwicklungsvorgänge im Ei von Limulus sind wir ausschliesslich auf die kurzen vorläufigen Mittheilungen von Osborn (No. 22), Brooks und Bruce (No. 10), sowie Kingsley (No. 15) angewiesen. Aus diesen scheint hervorzugehen, dass eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den Entwicklungsvorgängen der Arachniden, speciell der Scorpione, vorherrscht. Wir folgen in Bezug auf die ersten Entwicklungsvorgänge hauptsächlich den neueren Angaben von Kingsley.

Der erste Furchungskern liegt, von Bildungsdotter umgeben, nahe dem Centrum des Eies. Aus diesem geht durch wiederholte Theilung eine grössere Zahl von Furchungskernen hervor, welche sich im Innern des Eies vertheilen, bevor eine Durchfurchung des Eiinhaltes (Abgrenzung bestimmter Zellterritorien) sich geltend macht. Diese Vertheilung ist keine gleichmässige, sondern es zeigt sich, dass an jener Stelle, an welcher in späteren Stadien die erste Anlage des Embryos auftritt, die Furchungskerne rascher nach der Oberfläche wandern, als in den übrigen Parthien des Eies. Da an dieser Stelle zuerst eine Abgrenzung der Furchungszellen stattfindet, so hat die Furchung einen anscheinend meroblastischen (discoidalen) Charakter und erinnert demnach an die bei dem Scorpion zu beobachtenden Verhältnisse (vgl. unten pag. 537, Fig. 343). Schliesslich zerfällt jedoch das ganze Ei in Furchungskugeln, welche zum grössten Theil aus Nahrungsdotterelementen zusammengesetzt sind, von denen jedoch jede in ihrem Inneren einen von Protoplasma umgebenen Furchungskern beherbergt.

Die oben erwähnte Wanderung der Furchungskerne nach der Oberfläche führt, indem daselbst Zellen zur Abgrenzung kommen, zur Bildung des Blastoderms. Das Blastoderm wird demnach an jener oben genannten Stelle des Eies zuerst fertig gebildet und stellt daher in diesen Stadien eine an diesem Pole sich findende dichtere Zellanhäufung dar, während an der ganzen übrigen Peripherie des Eies noch grössere, dicht mit Nahrungsdotter erfüllte Zellen gelagert sind. Entsprechend dieser Stelle erhält sich — wie es scheint — auch in späteren Stadien, wenn die Ausbildung des Blastoderms bereits über die ganze übrige Oberfläche des Eies vorgeschritten ist, eine Blastodermverdickung, welche mit dem Primitivcumulus des Spinneneies verglichen worden ist.

Noch während die Blastodermbildung vor sich geht, erfolgt eine cuticulare Ausscheidung an der Oberfläche der Blastodermzellen, welche ähnlich, wie bei vielen Crustaceen (vgl. oben pag. 322), zur Ausbildung einer Blastodermhaut (Cuticula blastodermica) führt. Diese Cuticula, welche eine beträchtliche Dicke erreicht und in späteren Stadien nach Abstreifung des Chorions die einzige Hülle des Embryos

darstellt, zeigt an ihrer Aussenfläche eine polygonale Felderung, welche den Grenzen der Blastodermzellen, von denen diese Membran abgeschieden wurde, entspricht.

Nicht sämmtliche bei der Furchung entstandenen Theilstücke gehen in die Bildung des Blastoderms ein. Ein grosser Theil derselben bleibt mit Nahrungsdottermassen erfüllt im Innern des Eies. Die Summe dieser sog. Dotterzellen soll das Entoderm repräsentiren. Das Blastoderm dagegen enthält die Elemente des späteren Ectoderms und Mesoderms.

Die nächsten Bildungsvorgänge, welche als Gastrulation bezeichnet werden müssen und zur Ausbildung des Keimstreifs hinüberführen, gehen nun vom Primitivhügel aus. In der Mitte dieses letzteren tritt zunächst ein rundliches Grübchen auf, welches als Blastoporus zu bezeichnen ist und bald eine mehr dreieckige und hierauf eine verlängerte Gestalt annimmt. Es geht so in die Bildung einer Primitivrinne über (Fig. 332 *A*). Gleichzeitig tritt hinter dem Primitivhügel eine zweite mit demselben in Zusammenhang stehende Blastodermverdickung auf, welche an den Oberflächenbildern in Gestalt einer weisslichen Wolke erscheint. In diese erstreckt sich bald die nach hinten sich verlängernde Primitivrinne. Von letzterer geht während dieser Zeit die Proliferation von Mesodermzellen aus, welche sich in den benachbarten Parthien unter dem Ectoderm ausbreiten (Fig. 331). Bei dieser Zellwucherung soll von der Primitivrinne ausschliesslich Mesoderm, aber kein Entoderm geliefert werden.

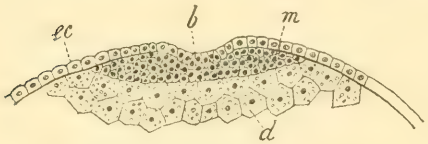


Fig. 331. Querschnitt durch die Keimscheibe von Limulus im Stadium der Keimblätterbildung (nach KINGSLEY).
b Blastoporus (Primitivrinne), *d* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm.

Die Ausbreitung von Mesodermelementen unter dem Ectoderm, welche von der Primitivrinne ausgeht, erscheint an den Oberflächenbildern wie ein die letztere umgebender heller Hof (Fig. 332 *A*). Dieser verbreitert sich bald, und diese ganze hellere Region, welche von Mesoderm unterlagert ist, müssen wir als die beginnende Embryonalanlage betrachten und können sie von nun an als Keimscheibe bezeichnen. In ihrer Mitte ist noch immer der Primitivstreif erkennbar, wenngleich derselbe in den nun folgenden Stadien bereits viel weniger deutlich erscheint, als am Anfange seines Auftretens.

2. Ausbildung der äusseren Körperform.

Die nunmehr etwas länglich-ovale Keimscheibe, deren bilaterale Symmetrie durch die Reste der undeutlich gewordenen Primitivrinne gekennzeichnet ist, wird zunächst durch eine auftretende Querfurche in eine vordere cephalische und eine hintere postorale Region getrennt. Von letzterer schnürt sich sehr bald durch das Auftreten einer weiteren Querfurche das vorderste Thoraxsegment ab. Dieses Stadium, welches aus einer abgerundeten cephalischen Parthie, einem dahinter eingeschobenen Rumpfsegment und einer noch unsegmentirten hinteren Körperregion besteht, erinnert sehr an ein ähnliches, für den Scorpion bekannt gewordenes Stadium (vgl. unten pag. 541). Die Medianfurche reicht nach vorne in das cephalische Segment, während sie sich nach hinten in dem

unsegmentirten hinteren Körperabschnitt verliert. Es lösen sich nun successive neue Thoraxsegmente von dem hinteren Körperabschnitte ab, bis die Zahl von sechs freien Thoraxsegmenten erreicht ist. Ein ganz übereinstimmendes Stadium ist für die Spinnen bekannt geworden (Fig. 367 *A*, pag. 579).

Wir unterscheiden nun (Fig. 332 *B* und Fig. 339) einen halbkreisförmig begrenzten vorderen cephalischen Körperabschnitt, sechs Thorax-

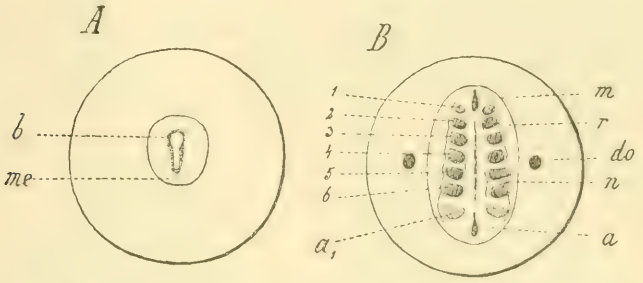


Fig. 332. Zwei Embryonalstadien von Limulus (nach Kingsley).
A Stadium mit Primitivrinne, *B* Stadium mit Extremitätenanlagen.
1—6 erstes bis sechstes Thoraxbeinpaar, *a* After, *b* Primitivrinne (Blastoporus), *do* Dorsalorgan, *me* Keimscheibe mit darunterliegender Mesodermschicht, *m* Mund, *n* Neuralrinne, a_1 Operculumanlage (erstes Abdominalbein).

segmente und eine hintere, ebenfalls halbkreisförmig umrandete, abdominale Körperregion. Sehr bald treten an den Thoraxsegmenten die Anlagen der Gliedmaassen [der Cheliceren (*1*) und der fünf dahinter folgenden Paare (*2—6*)] als anfangs kleine knopfförmige Erhabenheiten auf. Von diesen sind die Anlagen der Cheliceren (Fig. 332 *B*, *1*) am kleinsten, während die dahinter folgenden Paare bis zum letzten an Grösse zunehmen. Die Mundöffnung (*m*) und Afteröffnung (*a*) sind durch Ectodermeinsenkungen gekennzeichnet. Von diesen liegt die erstere in der cephalischen Körperregion und daher deutlich vor dem ersten Gliedmaassenpaare (Cheliceren), welches ja dem ersten Thoraxsegmente angehört (Packard, Kingsley). In späteren Stadien verändert der Mund seine Lage, indem er weiter nach hinten rückt, so dass er dann hinter die Cheliceren in den Raum zwischen dem zweiten Gliedmaassenpaare zu liegen kommt (Fig. 333). Zwischen Mund- und Afteröffnung, welche nach Kingsley (No. 14) eine eigenthümliche in die Länge gezogene Form aufweisen, zieht sich die Neuralrinne (Fig. 332 *n*) hin, welche an der Stelle der inzwischen

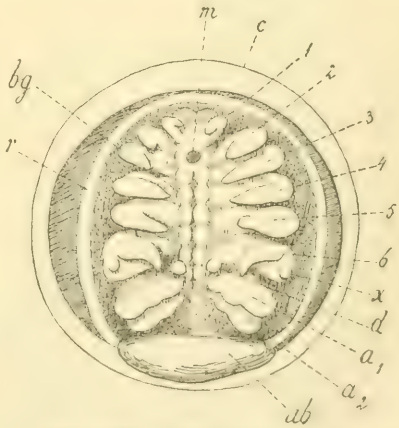


Fig. 333. Embryo von Limulus (nach Dohrn).
1—6 erstes bis sechstes Paar der Thoraxextremitäten, a_1 erstes Abdominalbein (Operculum), a_2 zweites Abdominalbein, *ab* ventralwärts umgeschlagenes Abdominalende *bg* Bauchganglienkette, *c* Cuticula blastodermica, *d* Chilaria, *m* Mund, *r* Rand des späteren Cephalothoraxschildes, *x* Exopodit des sechsten Thoraxbeinpaares.

verschwundenen Primitivrinne gelegen ist. Die ganze längliche Keimscheibe ist an den Seiten von einem verdickten Wall (Fig. 333 *r*) umrandet, in welchem wir die erste Anlage des Cephalothoraxschildes zu erkennen haben. Sehr bald treten an dem abdominalen Körperabschnitt die ersten undeutlichen Anlagen des vordersten Extremitätenpaares dieser Region (a_1, Operculum) zu Tage. Schon in diesem Stadium erkennt man zu den Seiten der Keimscheibe, aber ausserhalb derselben, ungefähr auf der Höhe des vierten Thoraxsegmentes zwei rundliche Verdickungen (Fig. 332 *do*), welche wahrscheinlich dem sog. Dorsalorgan (Watase) entsprechen.

Das folgende Stadium (Fig. 333) zeigt die Thoraxextremitäten stärker entwickelt und nach Innen winkelig abgeknickt. Es sind nun zwei Paare blattförmiger abdominaler Extremitäten (a_1, a_2) angelegt, welche sich von den Thoraxextremitäten durch ihre Gestalt, ihre der Medianlinie genäherte Lage und durch die Art ihrer Entstehung unterscheiden. Sie lösen sich dadurch von der Keimscheibe, dass eine Einfaltung der Körperoberfläche von hinten unter sie eindringt (Kingsley). In diesem Stadium

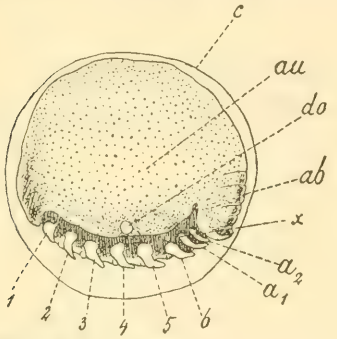


Fig. 334. Embryo von Limulus (nach Watase).

1—6 erstes bis sechstes Thoraxbeinpaar, a_1 erstes Abdominalbeinpaar (Operculum), a_2 zweites Abdominalbeinpaar, *ab* Abdomen, *au* Stelle, an welcher nach Watase das Seitenauge sich anlegt, *c* Cuticula blastodermica, *x* Exopodit des sechsten Thoraxbeinpaares.

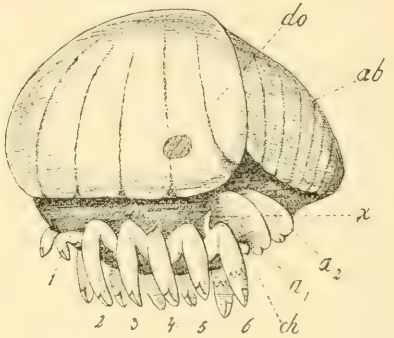


Fig. 335. Seitenansicht eines Limulusembryos (nach Kingsley).

1—6 erstes bis sechstes Thoraxbeinpaar, a_1 erstes Abdominalbeinpaar (Operculum), a_2 zweites Abdominalbeinpaar, *ab* Abdomen, *ch* Chilaria, *do* Dorsalorgan, *x* Exopodit des sechsten Thoraxbeinpaares.

glaubte Packard eine Fortsetzung der Segmentgrenzen auf die seitlich neben der Keimscheibe gelegenen Parthien des Dotters erkennen zu können, was aber Kingsley nicht bestätigen konnte.

Die Embryonalanlage lag bisher als eine sich allmählich ausdehnende flache Scheibe der rundlichen Dotterkugel auf. Letztere beginnt nun mit der fortschreitenden Resorption des Nährmaterials sich zur Rückenhälfte des Embryonalkörpers umzubilden (Fig. 334). Noch immer erscheint der Schwanzabschnitt (*ab*) sehr kurz und mit seinem hintersten Ende ventralwärts eingekrümmt (Dohrn) (vgl. Fig. 333 *ab*). Der Embryo bedeckt sich nun mit einem zarten, cuticularen Häutchen, welches schon in den nächstfolgenden Stadien durch Häutung abgestossen wird und dann innerhalb des von der Blastodermhaut umschlossenen Raumes liegen bleibt.

Das folgende Stadium (Fig. 335) ist durch die quere Zerreissung des Chorions charakterisirt, dessen beide Hälften noch längere Zeit als halbkugelförmige Schalen dem Ei anhaften bleiben. Der Embryo bewegt sich jetzt innerhalb des durch Aufnahme von Seewasser vergrösserten,

von der Blastodermcuticula umschlossenen Raumes. Letztere erleidet hierbei eine beträchtliche Ausdehnung, wobei das zellähnliche Mosaik an ihrer Oberfläche verschwindet. Die Extremitäten entwickeln sich nun allmählich mehr nach der Richtung der definitiven Gestalt, indem an ihnen die Scheerenanlagen sowie die Gliederung kenntlich werden. Auch tritt an dem sechsten Extremitätenpaar der als Exopodit (*x*) gedeutete äussere Anhang der Coxa auf. Hinter diesem Extremitätenpaare, der Medianlinie genähert, machen sich die Anlagen der als Chilaria (*ch*, Metastoma) bezeichneten paarigen Unterlippenbildung bemerkbar, welche, da ihnen kein eigenes Bauchganglion, sowie kein Mesodermsegment entspricht (Kingsley No. 14), nicht als Extremitäten aufgefasst werden dürfen[1]). An dem Abdominalabschnitt macht sich eine Art von Segmentirung geltend (Fig. 334, 335 *ab*).

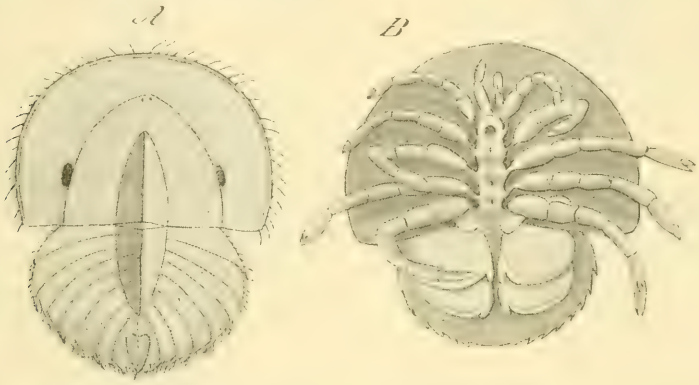


Fig. 336. Zwei Entwicklungsstadien von Limulus (nach Kingsley, aus Lang's Lehrbuch). *A* junge eben ausgeschlüpfte Larve des Trilobitenstadiums, von der Rückenseite, *B* Embryo, nahe vor dem Ausschlüpfen, von der Bauchseite gesehen.

Mit der allmählichen Verringerung des Nahrungsdotters und der Ausbildung des Rückens machen sich an dem Embryo des folgenden Stadiums bereits die Grundzüge der Limulusgestalt bemerkbar. Der vordere Körperabschnitt, welcher aus dem cephalischen Segment und den hinzugetretenen sechs Thoraxsegmenten besteht, ist nun schildförmig gestaltet, wenngleich seine Rückenseite noch halbkugelig gewölbt erscheint. Es macht sich an der Rückenseite dieses Körperabschnittes durch die Vertheilung des Nahrungsdotters (Mitteldarmanlage) und durch nach Innen wachsende Mesodermsepten eine den sechs Thoraxsegmenten entsprechende Segmentirung geltend, indem man jederseits sechs durch Mesodermsepten getrennte Dotterlappen (Leberanlagen), die an der Aussenseite wieder secundär gelappt erscheinen, erkennen kann (Fig. 335). Die vorderen dieser Lappen erscheinen nicht mehr quer, sondern radiär gestellt. Nun sind auch schon die Augenanlagen deutlich zu erkennen. Von diesen liegen die der Mittelaugen ursprünglich nach Packard (No. 23) an der Ventralseite, rücken jedoch bald über den vorderen Cephalothoraxrand nach der Dorsalseite hinüber. Die Anlagen der Seitenaugen entsprechen nach Watase dem vierten Leberlappen und liegen an der Innenseite des von ihm beschriebenen Dorsalorgans (Fig. 334 *au*). Der Abdominal-

[1]) Nach Kishinouye soll diesem Anhangspaar ein eigenes Bauchganglion zukommen, daher es als echtes Extremitätenpaar zu betrachten sei.

abschnitt zeigt nun schon eine deutliche Segmentirung, welche nach Kingsley allerdings blos auf die inneren Organe sich erstreckt, während das Ectoderm daran unbetheiligt erscheint (?). Wir können im Ganzen neun Abdominalsegmente unterscheiden (vgl. Fig. 337), von denen das letzte die Anlage des Schwanzstachels darstellt und von den nächstvorderen gekrümmten Segmenten seitlich umfasst wird (Fig. 336 *A*). An der Basis dieses Segmentes liegt die Afteröffnung. Die Extremitäten nähern sich nun immer mehr der ausgebildeten Form, doch fehlen noch die Zähne an den zu Kauladen umgebildeten Coxalabschnitten. An den beiden Paaren von Abdominalanhängen, hinter denen die Anlage eines dritten Paares erkennbar wird, macht sich die zweilappige Grundform geltend, indem ein kleiner Innenlappen (Endopodit) zur Ausbildung kommt (Fig. 335 a_1 a_2, Fig. 336 *B*).

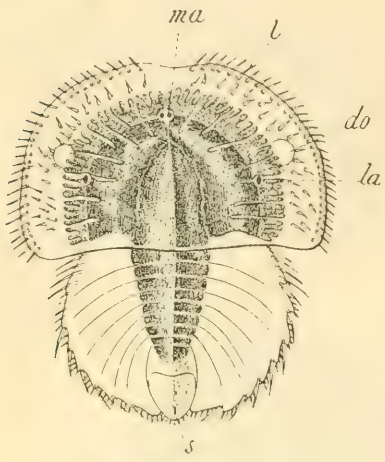


Fig. 337. Larve des Trilobitenstadiums von Limulus (nach Watase). *do* Dorsalorgan, *l* Leberausstülpungen des Mitteldarms, *la* Lateralauge, *ma* Medianaugen, *s* Anlage des Schwanzstachels.

Das Stadium, in welchem der Embryo aus der Blastodermcuticula ausschlüpft, wird als Trilobiten-Stadium (Fig. 336 *A*, 337) bezeichnet. In der That macht sich an demselben durch zwei Längsfurchen eine deutliche Abgrenzung eines mittleren und zweier seitlicher Körpertheile geltend. Am Cephalothorax sind nun die Anzeichen einer Segmentirung nicht mehr zu erkennen; er erscheint als einheitlicher Körpertheil. Eine halbkreisförmige, dem Rande ungefähr parallele Leiste verbindet die Medianaugen und Seitenaugen. Der Abdominalabschnitt erscheint noch immer im Segmente getrennt. Wir erkennen an seinem Seitenrande sechs bewegliche Dornen (Fig. 337), welche dem zweiten bis siebenten Segmente angehören. Es tritt nun die Anlage eines vierten Abdominalbein-

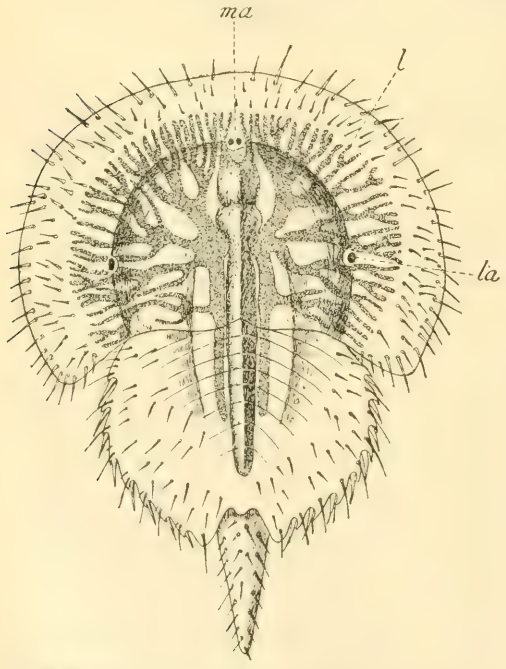


Fig. 338. Aelteres Larvenstadium von Limulus (nach Watase).
l Leberausstülpungen des Mitteldarms, *la* Lateralauge, *ma* Medianaugen.

paares auf. Das erste Abdominalbeinpar wird jetzt zum Operculum umgebildet. Es tritt eine ziemlich weitgreifende Verwachsung der Innenseite der beiden Hälften dieses Paares ein, wobei der Endopodit eine Rückbildung erleidet. Am zweiten und den folgenden Abdominalbeinpaaren machen sich nun schon die Anlagen der Kiemenblätter geltend, von denen anfangs bloss vier an jeder Extremität zu bemerken sind. Später wird ihre Zahl durch Sprossung neuer Lamellen an der Basis der Extremität vermehrt. Der Endopodit dieser Gliedmaassen erfährt eine Gliederung in drei Abschnitte.

Die aus dem Ei geschlüpften Jungen des Trilobitenstadiums bohren schon im Sande wie die ausgebildeten Thiere. Immerhin scheint ihnen eine grössere Beweglichkeit eigen zu sein. Sie sind im Stande, mittelst ihrer Abdominalgliedmaassen umherzuschwimmen und werden gelegentlich freischwimmend (so ein Exemplar von A. Agassiz drei Meilen von der Küste) angetroffen. Nach der ersten Häutung gehen sie in ein Stadium über, welches sich von dem vorhergehenden durch die stärkere Verästelung der graciler gewordenen Leberschläuche, durch die innigere Verschmelzung der Abdominalsegmente und durch die Verlängerung des Schwanzstachels unterscheidet. Dieses Stadium (Fig. 338) ist durch seine Uebereinstimmung mit der palaeozoischen Hemiaspidengattung *Prestwichia* bemerkenswerth. Die späteren Stadien weisen schon durchaus die Charaktere der ausgebildeten Form auf bis auf den Mangel der sexuellen Differenzen. Letztere scheinen erst sehr spät (nach Lockwood im dritten oder vierten Lebensjahre) ausgebildet zu werden. Während die jungen Männchen den Weibchen gleichen, erhalten sie dann an dem zweiten Extremitätenpaare statt der Scheere eine starke Endklaue.

3. Die Bildung der Organe.

A. Nervensystem und Sinnesorgane.

Die *Bauchganglienkette* entwickelt sich in der Form zweier zu den Seiten der Medianlinie zur Ausbildung kommender Ectodermverdickungen (Fig. 333 *bg*), welche zwischen sich eine weniger verdickte Ectodermparthie einfassen. Letztere erscheint an dem Oberflächenbilde als Neuralrinne, obgleich sie eigentlich nicht unter die Oberfläche eingesunken ist. Indem die Seitenstränge sich segmentweise verdicken und von der Hypodermis loslösen (welche Abtrennung von vorne nach hinten erfolgt) kommen die seitlichen Hälften der Bauchganglienkette zur Entwicklung. Die Quercommissuren scheinen sich durch Einstülpung der Mittelparthie anzulegen (Kingsley). Es entwickelt sich demnach die Bauchganglienkette im Wesentlichen nach demselben Typus, den wir oben für die Crustaceen geschildert haben (pag. 360) und der für alle Arthropoden gültig scheint. Man erkennt im Embryo im Ganzen acht deutliche Ganglienpaare, von denen die sechs vorderen auf die sechs Thoraxsegmente entfallen. Mit der Verlagerung der Mundöffnung nach hinten rückt das vordere den Cheliceren zugehörige Ganglienpaar immer mehr nach vorn, so dass es schliesslich der eigentlichen Schlundcommissur angehört und der Ursprung des ihm zukommenden Nerven dicht an der Grenze des Gehirns gelegen ist. Der thoracale Abschnitt der Bauchganglienkette ist im Embryo noch mehr gestreckt. Erst in späteren Stadien concentrirt er sich nach vorne, und gleichzeitig kommt durch Auseinanderweichen seiner beiden Hälften die für die ausgebildete Form

charakteristische ringförmige Gestalt zur Entwicklung. Ueber die Entstehung der bei Limulus diese Theile des Nervensystems umhüllenden Gefässscheiden ist bisher nichts Genaueres bekannt geworden, doch erwähnt Kingsley (No. 15), dass sie in ihrer Entwicklung ein Stadium durchlaufen, wie es bei den Scorpionen zeitlebens persistirt, indem sie der Schlundcommissur blos aufliegen, ohne dieselbe vollständig zu umhüllen.

Ueber die Entwicklung des eigentlichen oberen Schlundganglions oder Gehirns, welches die Augennerven und einige Hautnerven (Nervi frontales) abgiebt, liegen nur einige kurze vorläufige Mittheilungen vor (Patten No. 28 und 29, Kingsley No. 15) aus denen der eigentliche Modus der hier eintretenden complicirten Bildungsvorgänge kaum zu ersehen ist. Nach Patten, dem Kingsley beistimmt, soll die Gehirnanlage [in Uebereinstimmung mit dem von Patten für die Scorpione und Acilius (vgl. den Abschnitt über die Entwicklung des Nervensystems der Insecten) aufgestellten Schema] aus drei hinter einander folgenden Ganglienpaaren bestehen, welche gleichsam eine im cephalischen Körperabschnitt gelegene, präorale Fortsetzung der Bauchganglienkette darstellen. Jedem dieser drei Paare entspricht ein ursprünglich an der Aussenseite derselben gelegenes Paar von Einstülpungen, aus denen die optischen Ganglien hervorgehen. Bei Limulus sollen sich die beiden vordersten Paare dieser Einstülpungen zur Bildung der Medianaugen, sowie der ihnen zukommenden Nerven vereinigen, während das dritte Paar von Einstülpungen beim Scorpion das optische Ganglion der Seitenaugen liefert, bei Limulus dagegen nur zu einem kleinen Sinnesorgan (Fig. 339 *s*) in Beziehung stehen soll, während die Lateralaugen nach Patten dem dritten, nach Kingsley dem fünften, nach anderen Autoren dem vierten Thoraxsegmente angehören, also postcephalische Bildungen sind. Die optischen Ganglien setzen sich nach hinten in einen Nervenstrang, eine Art von an der Aussenseite der Beinanlagen hinziehendem Lateralnerv fort, welcher mit je einem Sinnesorgan in jedem Segment (Fig. 339 so_1—so_6) in Zusammenhang steht. Nach Patten sollen diese Sinnesorgane (die Anlagen der Lateralaugen abgerechnet) meist nur provisorische Bedeutung haben und bald verschwinden. Nach Kingsley dagegen liefert das erste Paar (so_1) die Medianaugen, das zweite ein eigenthümliches noch unbeschriebenes Sinnesorgan; das dritte verschwindet; aus dem vierten entwickelt sich das Dorsalorgan (so_4) von Watase, welches längere Zeit persistirt; das fünfte geht in die zusammengesetzten Seitenaugen über, und das sechste endlich wird rückgebildet. Wir stehen allen diesen Angaben bis zu dem Erscheinen ausführlicherer Mittheilungen noch ziemlich sceptisch gegenüber. Hinsichtlich der bei dem

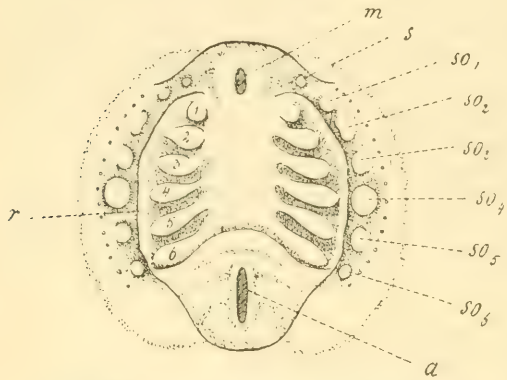


Fig. 339. Schematische Darstellung einer Keimscheibe von Limulus mit den lateralen, segmentalen Sinnesorganen (nach Patten).

a After, *m* Mund, *r* Rand des Cephalothoraxschildes, *s* Sinnesorgan des dritten Gehirnsegmentes, so_1—so_6 erstes bis sechstes laterales, segmentales Sinnesorgan, so_4 Dorsalorgan, *1*—*6* erstes bis sechstes Thoraxbeinpaar.

Mangel genügender Abbildungen kaum verständlichen Darstellung der Entwicklung des Gehirns von Limulus müssen wir den Leser auf die genannte Abhandlung Patten's verweisen. Ebenso sind wir bei dem fragmentarischen Charakter der bisher vorliegenden Mittheilungen nicht in der Lage zu entscheiden, in wie weit sich die neueren Angaben Packard's (No. 27) über den Bau des Limulus-Gehirnes mit denen Patten's in Uebereinstimmung bringen lassen. Packard hebt hervor, dass das Chelicerenganglion bei Limulus nicht mit dem Gehirn verschmilzt, sondern getrennt bleibt. Das eigentliche Gehirn entsendet nur die Nerven zu den Medianaugen und Seitenaugen, sowie zwei Paare von Integumentnerven (N. frontaux und frontoinferieurs). Es besteht aus drei Lappenpaaren: die Lappen der Seitenaugen, der Medianaugen und die eigentlichen Cerebrallappen. Bei dem Mangel von Abbildungen war es uns nicht möglich, über die Lagebeziehungen dieser Gehirnlappen eine klare Vorstellung zu gewinnen.

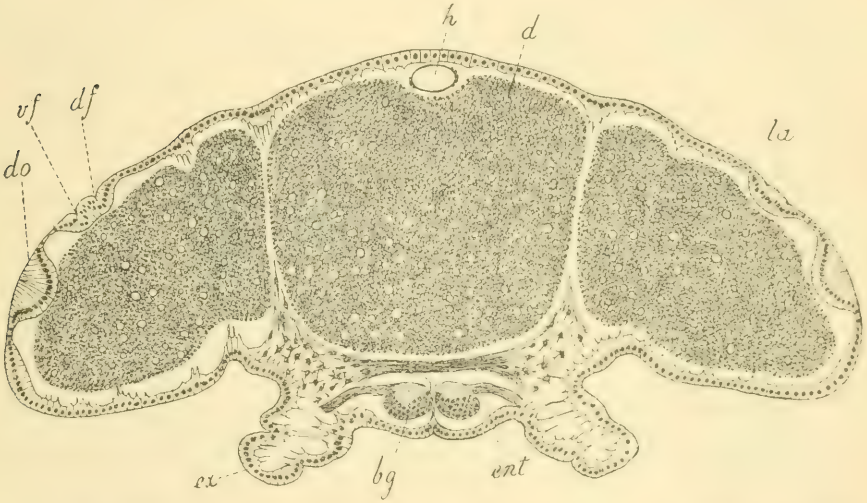


Fig. 340. Querschnitt durch das Trilobitenstadium von Limulus (nach Watase). *bg* Bauchganglienkette, *d* Nahrungsdotter (Mitteldarmanlage), *do* Dorsalorgan, *df* Dorsalfalte und *vf* Ventralfalte der Anlage des Seitenauges (*la*), *ent* Endosternum, *ex* Extremitätenanlage.

In Bezug auf die Entwicklung der Medianaugen scheinen nach den Andeutungen Patten's bei Limulus Verhältnisse vorzuliegen, welche sich sehr enge an die für die Scorpione bekannt gewordenen anschliessen. Auch hier sind es, wie bei den Scorpionen, zwei (oder vielleicht nach Patten vier) Einstülpungen, welche, indem sie nach hinten rücken, sich in der Medianlinie zu einem Sacke mit gemeinsamer hinterer Oeffnung vereinigen. Der so gebildete Sack entsendet nach vorne zwei röhrenförmige Ausläufer, deren blinde Enden, indem sie sich an die Hypodermis des Cephalothorax anlegen, zu den Medianaugen umgebildet werden, während der übrige Theil dieser röhrenförmigen Ausläufer zu den optischen Nerven sich umwandelt (vgl. unten pag. 547).

Viel einfacher gestaltet sich die Entwicklung der Seitenaugen, welche neuerdings durch Watase (Nr. 30) genauer bekannt geworden ist. Wir können die Seitenaugen auf eine höher differenzirte Stelle der

Hypodermis zurückführen. Die eigentliche Anlage (Fig. 340 *la*) des zusammengesetzten Seitenauges stellt sich als eine verdickte Stelle der Hypodermis in der Nähe des sog. Dorsalorgans (*do*) dar, welche scheinbar einem hinteren Thoraxsegment (nach Packard und Patten dem dritten, nach Dohrn dem vierten, nach Kingsley dem fünften Thoraxsegment) angehört (vgl. auch Fig. 334 *au* u. *do*). Das eigentliche Augenfeld (Fig. 340 *la*) (optic area) ist an seiner dorsalen (medialen) und an seiner ventralen (lateralen) Seite von einer Einfaltung (*df* u. *vf*) begrenzt, welche, indem sie nach hinten convergirend zusammenlaufen, die Gestalt eines V darstellen. An dem Punkte, an welchem die beiden Schenkel des V zusammentreffen, stülpt sich ein kurzer, röhrenförmiger Zapfen nach hinten unter die Hypodermis ein, so dass die Form des V in die eines Y übergeht. Diese aus sehr grossen Zellen zusammengesetzten Einfaltungen (Fig. 341 *df* und *vf*) liefern neues Zellmaterial zur Bildung

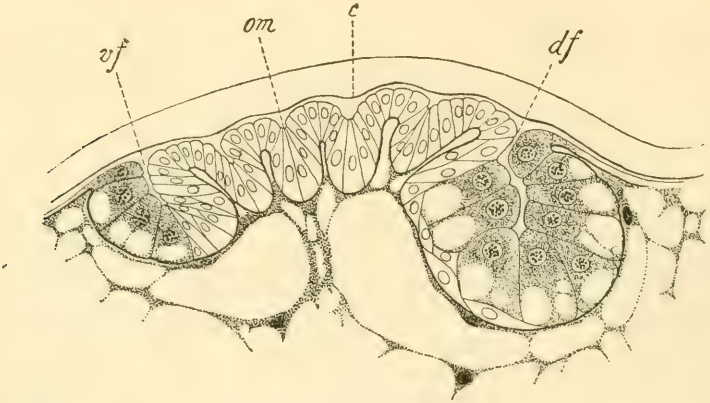


Fig. 341. Querschnitt durch die Anlage des Lateralauges von Limulus (nach Watase).

om Anlage eines Ommatidiums, *c* Anlage einer Corneallinse, *df* Dorsalfalte und *vf* Ventralfalte der Augenanlage.

junger Ommatidien am Rande des Augenfeldes. Jedes Ommatidium (*om*) entsteht in Form einer einfachen Einsenkung der Hypodermis, über welcher die Cuticula zur Bildung der zapfenförmigen Linse (*c*) verdickt wird. Es ist nicht ganz klar, auf welche Weise der optische Nerv dieses Seitenauges entsteht. Er wird von Patten und Kingsley auf den Nervenstrang der lateralen Sinnesorgane (siehe oben pag. 524) zurückgeführt.

Die Lageverhältnisse der Seitenaugen von Limulus müssen als sehr merkwürdige bezeichnet werden. Nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren würden die letzteren einem postoral gelegenen, thoracalen Körpersegment angehören. Sie würden somit eine im ganzen Bereich der Arthropoden durchaus exceptionelle Lage einnehmen. Wenngleich die eben erwähnten Angaben von Patten und Kingsley eine gewisse Erklärung dafür beibringen würden, so muss es doch auffallend erscheinen, dass trotz dieser Lagerung die Innervation dieser Augen nicht von dem entsprechenden Bauchganglion, sondern von dem Gehirne aus besorgt wird. A priori würden wir auch bei der kaum abzuweisenden näheren Verwandtschaft zwischen Limulus und den Scorpionen geneigt sein, die Seitenaugen von Limulus mit den Seitenaugen der Scorpione in Homologie zu stellen. Letztere gehören

aber ohne Zweifel dem präoralen, cephalischen Körperabschnitte an. Allerdings wurde diese Homologie von Patten unter Hinweis auf das obenerwähnte, von ihm gefundene, kleine Sinnesorgan (Fig. 339 *s*), welches den Seitenaugen der Scorpione entsprechen soll, in Abrede gestellt. Eine Betrachtung der Nervenvertheilung am ausgewachsenen Limulus muss uns aber hinsichtlich der Zurechnung der Seitenaugen zu jenem Thoraxsegmente, in welchem sie zu liegen scheinen, einigermassen vorsichtig machen. Es gehen nicht bloss die Nervi optici der Seitenaugen vom Gehirne aus, sondern es reicht auch ein umfangreicher Ast der dem Gehirn entspringenden Hautnerven (Nervi frontales) in den Seitentheilen des Cephalothorax sehr weit nach hinten. Es wird hierdurch gerechtfertigt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht die die Seitenaugen tragenden lateralen Parthien des Cephalothorax durch Wachsthumsverschiebungen secundär nach hinten verlagerten Theilen des präoralen, cephalischen Körperabschnittes entsprechen[1]). Es würde nach dieser Auffassung nur der mittlere Theil des Cephalothorax oder die Glabella nebst den angrenzenden Theilen der Wangen den gliedmaassentragenden Thoraxsegmenten zuzurechnen sein. Hiemit würde sich auch der Verlauf der Gesichtsnath der Trilobiten in Uebereinstimmung bringen lassen. (Vgl. oben pag. 514.)

B. Darmcanal.

Vorderdarm und Enddarm entstehen aus Ectodermeinstülpungen, welche erst im Larvenleben nach erfolgter erster Larvenhäutung mit dem Mitteldarm in Communication treten. Wir haben über die Lageverschiebung der von einer Oberlippe (?) überragten Mundöffnung schon oben (pag. 519) berichtet. Der Vorderdarm steigt in seinem Verlaufe schräg nach vorne an und erreicht nach einer knieförmigen Knickung den Mitteldarm. Seine stark cuticularisirte Innenwand ist längsgefaltet. Die Afteröffnung findet sich dicht vor der Insertionsstelle des Schwanzstachels; der Enddarm ist zeitlebens nur von geringer Ausdehnung.

Es ist ein merkwürdiges, aber mit den Scorpionen übereinstimmendes Verhältniss, dass der Mitteldarm ausserordentlich spät zur definitiven Ausbildung gelangt. Während des ganzen Embryonallebens besteht die Mitteldarmanlage aus der durchgefurchten, in polygonale Zellen zertheilten Nahrungsdottermasse (Fig. 340 *d*), deren Oberfläche in späteren Stadien mit einer dem Mesoderm entstammenden splanchnischen Schicht bedeckt erscheint. Anfangs hat diese Entodermmasse noch Kugelgestalt; später passt sie sich der Form des Embryos an; doch wird ihr vorderer im Cephalothorax gelegener Abschnitt sehr bald durch seitlich einwachsende Mesodermsepten in Lappen zertheilt, welche die erste Anlage der Leberlappen darstellen. Es finden sich ursprünglich jederseits sechs solcher primärer Leberlappen (vgl. oben pag. 521), welche jedoch bald durch secundäre Lappenbildung (Fig. 337 und 338) ramificirt erscheinen. (Ueber die Ausbildung der Mesodermsepten vgl. unten pag. 528.) Durch die Entwicklung dieser Mesodermsepten, sowie durch die Entwicklung paariger Leberlappen erhalten die im Inneren des Cephalothorax gelegenen Organe den Anschein einer den sechs Thoraxsegmenten entsprechenden Segmentirung.

Die Umwandlung des Nahrungsdotters in den definitiven Mitteldarm erfolgt, indem die der Oberfläche genäherten Dotterzellen sich vermehren und zu einem einschichtigen Epithel anordnen, welches sich sehr bald

[1]) Die Beobachtungen von Kishinouye scheinen für diese Auffassung zu sprechen.

von der centralen Dottermasse abhebt, indem sich zwischen dieser und dem Epithel verflüssigte Dottersubstanzen ansammeln. Allmählich wird der ganze Nahrungsdotter verflüssigt und aufgebraucht. Der Durchbruch des Vorderdarms gegen den Mitteldarm findet früher, der des Enddarms später statt. Hinsichtlich der Vertheilung der Leberlappen ist zu erwähnen, dass sie sich um zwei Paare von Ausführungsgängen gruppiren, mittelst deren sie in den vorderen Theil des Mitteldarms einmünden. Während die überwiegende Zahl derselben dem Cephalothorax angehört, reicht ein mit dem zweiten Paar von Ausführungsgängen gemeinsam mündender Leberschlauch nach hinten in den Abdominalabschnitt des Körpers.

C. Bildungen des Mesoderms.

Das Mesoderm entsteht — wie wir oben (pag. 518) gesehen haben — in der Form einer von der Primitivrinne ausgehenden und unter dem Ectoderm sich ausbreitenden Zellwucherung. Zur Zeit des Auftretens der Extremitätenanlagen trennt sich die Mesodermschicht längs der Mittellinie, so dass sie nun aus zwei unter den Extremitätenstummeln hinziehenden Mesodermstreifen besteht, welche aber vorne und hinten unter einander zusammenhängen. Es wird hiebei der Innenraum der Gliedmaassenanlagen völlig von Mesodermzellen erfüllt. Es treten nun bald — wie bei den Arachniden — segmentweise paarige Cölomhöhlen auf, welche in die Extremitätenanlagen sich fortsetzen. Dieselben entwickeln sich aus mehrfachen kleineren Auseinanderweichungen der Mesodermzellen, welche zur Bildung der Cölomhöhlen zusammenfliessen. Das Mesoderm wird durch dieselben in ein splanchnisches und somatisches Blatt getrennt. An dem seitlichen Rande, wo beide Blätter in einander übergehen, wächst das Mesoderm als einfache Zellschicht gegen den Rücken zu aus, in welcher erst später — nach erfolgter Anlage des Herzens — eine Spaltung in ein somatisches und splanchnisches Blatt sich geltend macht. In dieser einfachen Zellschicht entwickelt sich sehr bald eine paarige, längsverlaufende Verdickung, die Anlage der dorsalen Längsmuskel und gleichzeitig der Ansatzpunkte der von der Ventralseite emporstrebenden Extremitätenmuskeln. Letztere entwickeln sich in Mesodermsepten, welche von der Ventralseite, aber auch von den lateralen Parthien emporwachsen und die Nahrungsdottermasse vom Rande her in eine Anzahl (ursprünglich sechs) Lappen zertheilen, wodurch eine anscheinende Segmentirung an den inneren Organen des Cephalothorax zum Ausdrucke kommt. Wenngleich durch die Beziehung dieser Mesodermsepten zu den in ihnen sich entwickelnden Extremitätenmuskeln ein gewisser segmentaler Charakter gegeben ist, so werden wir doch nicht ausser Augen lassen dürfen, dass dieser anscheinenden Segmentirung zufolge der cephalische Abschnitt ungemein eingeengt erscheint, während wir für denselben nach der Lage der Augen eine grössere Ausdehnung erwarten würden.

Sobald die dorsalwärts vorwachsenden Mesodermplatten sich in der dorsalen Mittellinie berühren, entsteht daselbst eine längsverlaufende Verdickung, die erste Anlage des Herzens. Kingsley konnte nicht bestimmt entscheiden, ob die zur Bildung dieser Verdickung zusammentretenden Zellen ausschliesslich dem Mesoderm angehören, oder ob nicht durch Auswanderung von Dotterzellen zu derselben beigetragen wird. Bald tritt im Inneren der Herzanlage ein Lumen auf, in welches einzelne

von der Wand sich loslösende Zellen, die zu Blutkörperchen werden, einwandern. Die Wand des röhrenförmigen Herzens löst sich nun zunächst von dem splanchnischen Blatt, erst später von dem somatischen Blatt des Mesoderms ab.

In späteren Entwicklungsstadien erleidet das Cölom eine Rückbildung, insoferne alle Räume der Leibeshöhle von reticulärem Bindegewebe durchsetzt werden. Immerhin ist über das Genauere dieser Vorgänge bisher nichts bekannt geworden.

Limulus ist ebenso, wie die Arachniden, durch den Besitz eines zwischen der Bauchganglienkette und dem Darmcanal gelegenen inneren Skeletkörpers, der aus faserknorpelähnlichem Gewebe besteht, ausgezeichnet, des Endosternums (Fig. 340 *ent* u. pag. 530), welches zahlreichen Muskelgruppen zum Ansatze dient. Dasselbe soll nach Brooks and Bruce (No. 10) aus einer Verdickung des splanchnischen Mesoderms an der Ventralseite der Nahrungsdottermasse (Mitteldarmanlage seinen Ursprung nehmen.

Die von Packard gefundene „ziegelrothe Drüse", in welcher wir mit Ray Lankester (No. 17) das Homologon der Coxaldrüsen des Scorpions erblicken, und welche wahrscheinlich auf ein umgewandeltes Nephridium zu beziehen ist, ist auch ein Derivat des Mesoderms. Diese Drüse, welche im ausgebildeten Zustande, wie es scheint, einer äusseren Mündung entbehrt, und längs des Endosternums zu den Seiten der Coxalansätze des zweiten bis fünften Extremitätenpaares hinzieht, stellt ein ziemlich complicirt gebautes Convolut von vielfach anastomosirenden Schläuchen dar, welches einen längsverlaufenden Körper und vier, nach den Seiten sich erstreckende Zipfel erkennen lässt. In den von Gulland (No. 13) beobachteten Jugendstadien fehlen letztere, während die Drüse an der Coxa des fünften Gliedmaassenpaares nach Aussen mündet. Dieses Organ entwickelt sich im Embryo nach Kingsley (No. 15) aus dem Mesoderm und nimmt in sein Inneres einen Theil der Cölomhöhle des fünften postoralen Körpersegmentes auf. Seine innere Endigung läuft in eine dünne Schicht flacher Epithelzellen aus. Es scheint demnach sein Bau im Wesentlichen dem der Nephridien von Peripatus zu gleichen. Der röhrenförmige Theil der Drüse biegt sich zunächst schleifenförmig nach vorne, während der äussere Ast der Schleife neuerdings eine vierfache Knickung erfährt. Diese neuen secundären Schleifen wachsen in jedem Körpersegment zu den obenerwähnten vier Lappen des ausgebildeten Zustandes aus. An den gegenseitigen Berührungsstellen der einzelnen Schleifen tritt eine Verwachsung und Perforation ein.

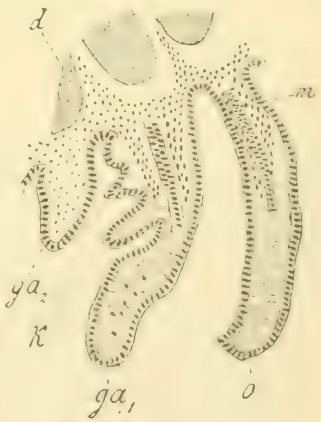


Fig. 342. Längsschnitt durch die Abdominalanhänge des Limulusembryos, zur Darstellung der Entstehungsweise der Kiemenlamellen (nach Kingsley).

ga_1, ga_2 erstes und zweites kiementragendes Beinpaar, *o* Operculum, *k* Kiemenblätter, *m* Muskel, *d* Nahrungsdotter.

D. Respirationsorgane.

Die Kiemenblätter (Fig. 342 *k*) entstehen an der hinteren, dorsalwärts gerichteten Seite des zweiten bis fünften abdominalen Extremitätenpaares und zwar

als einfache Ausstülpungen der Körperoberfläche. Anfangs sind sie nur in geringer Zahl angelegt; mit der fortschreitenden Entwicklung treten jedoch immer neue Anlagen von Kiemenlamellen an dem Basalabschnitt der betreffenden Extremität hinzu. Kingsley macht darauf aufmerksam, dass in den jungen Stadien der Entwicklung des Kiemenbuches die ganze Region ein wenig unter die Oberfläche eingesunken erscheint, als wenn hiedurch die Entstehung der Scorpionlunge durch Einstülpung andeutungsweise vorgebildet wäre (vgl. Fig. 342 ga_1).

4. Allgemeines.

Wir haben bereits oben (pag. 509) hervorgehoben, dass die Xiphosuren offenbar in ziemlich naher Verwandtschaft zu den Trilobiten stehen. Gewisse übereinstimmende Charaktere, welche die Xiphosuren und Trilobiten einander nähern, treten besonders an den jungen Larven von Limulus (Trilobitenstadium) hervor, sind jedoch auch an der ausgebildeten Form nicht zu verkennen. Wie bei den Trilobiten zerfällt auch hier der Körper durch zwei längs verlaufende Furchen in einen mittleren Theil und zwei seitliche Theile. Die Lage der Seitenaugen ist in beiden Gruppen eine übereinstimmende, während Ocellen (Mittelaugen) für die Trilobiten noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen sind. Ebenso stimmt die allgemeine Configuration des Cephalothorax, das Vorhandensein eines unteren Umschlags am Kopfschilde u. a. überein. Was wir bisher über die Kopfgliedmaassen der Trilobiten kennen gelernt haben, scheint darauf hinzudeuten, dass sie sich denen der Gigantostraken im Bau näherten. Es sind im Ganzen vier Paare von Kaufüssen nachgewiesen, von denen besonders das letzte mächtig entwickelt war und in eine ruderförmig verbreiterte Gliedmaasse auslief. Die Verbindung zwischen Limulus und den Trilobiten wird durch verschiedene fossile Xiphosurenformen vermittelt, unter denen besonders Belinurus durch die Gestalt seines in lange Wangenstacheln sich fortsetzenden Cephalothorax(kopf)schildes auffallend an die Trinucleiden unter den Trilobiten erinnert.

Wenn so die Palaeostraken als eine einheitliche, auf natürlicher Verwandtschaft beruhende Gruppe sich darstellen, so wird besonders unter Betrachtung des neuerdings durch Walcott (No. 5) genauer bekannt gewordenen Baues der Trilobitengliedmaassen, sowie des zweiästigen Baues der abdominalen Gliedmaassen von Limulus eine gewisse entferntere Verwandtschaft mit den Crustaceen — wie wir oben (pag. 498 und 510) betont haben, sich nicht in Abrede stellen lassen. Wir haben oben ausgeführt, warum wir die Palaeostraken den Crustaceen als gleichwerthige Gruppe gegenüberstellen, aber von einer Vereinigung beider Gruppen Abstand nehmen. Immerhin erscheint es uns gerechtfertigt, anzunehmen, dass beide aus einer gemeinsamen Stammgruppe der Protostraken (welche vielleicht auch als Stammgruppe der Peripatus-Myriopodenreihe zu betrachten ist) ihren Ursprung genommen haben.

Eine ausführlichere Betrachtung verdienen die Beziehungen, welche zwischen den Palaeostraken und den luftathmenden Arachniden zu bestehen scheinen. Schon von Strauss-Dürkheim waren 1829 die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen von Limulus und den Arachniden betont worden. Strauss-Dürkheim stützte sich hierbei vor Allem auf die radiäre Anordnung der Beine um eine gemeinsame Sternalplatte und auf das Vorhandensein eines inneren, zwischen Bauchmark und Darm gelegenen Endoskeletkörpers (Endosternum), welcher zahlreichen Muskelgruppen

den Ansatz bietet. Die Anschauungen Strauss-Dürkheim's wurden von Ed. van Beneden (No. 8) 1871 und J. Barrois 1878 auf Grund embryologischer Beobachtungen gestützt. Auch Claus sprach 1876 (Unters. zur Geneal. Grundl. der Crustac.-Systems) die Ansicht aus, dass „aus den polygnathen Merostomen (Trilobiten, Eurypteriden und Xiphosuren) die luftathmenden Arachnoiden hervorgegangen sein dürften". In ähnlicher Weise hatte sich auch Huxley über den genealogischen Zusammenhang der Arachnoiden und Merostomen ausgesprochen. Neuerdings wurden die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Gruppen besonders durch Ray Lankester (No. 16) auf Grund einer ausführlichen Vergleichung des Baues von Limulus und Scorpion eingehender erörtert. Wenn Ray Lankester unserer Ansicht nach entschieden zu weit gegangen ist, indem er Limulus einfach als Arachniden betrachtet wissen will, so gebührt ihm doch das Verdienst, die Zusammengehörigkeit beider Formen in dieselbe Entwicklungsreihe auf einer breiteren Basis, als dies bisher geschehen war, begründet zu haben. Nach unserer Ansicht bieten der dem Wasserleben entsprechende Bau der zur Respiration verwendeten Gliedmaassen, die Abwesenheit der Malpighi'schen Gefässe und ferner die Zusammengehörigkeit mit den Trilobiten, welche den Arachniden ferner stehen, genügende Gesichtspunkte, um den Xiphosuren eine selbstständigere Stellung zu belassen.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, auf die Beweise, welche sich aus den palaeontologischen Daten für den genealogischen Zusammenhang der Arachnoiden und Palaeostraken ergeben, näher einzugehen. Hier sei nur erwähnt, dass in der den Xiphosuren nahe verwandten Gruppe der Gigantostraken Formen vorliegen, welche im Habitus und in der Gliederung des hinteren Körperabschnittes den Scorpionen noch näher stehen als Limulus selbst. Im Uebrigen können wir uns auf eine kurze Betrachtung der Vergleichspunkte zwischen Limulus und den Scorpionen beschränken.

An beiden Formen erkennen wir einen vorderen einheitlichen, sechs Extremitätenpaare tragenden Körperabschnitt (Cephalothorax), an dessen oberer Seite zwei Mittelaugen und mehr dem Rande genäherte Seitenaugen sich finden. Die Mittelaugen von Limulus und dem Scorpion stimmen ihrem Baue nach so sehr überein, dass wir an ihrer Homologie nicht zweifeln werden. Die gleiche Anschauung dürften wir wohl auch für die Seitenaugen haben, wenngleich die mehrfach vorhandenen, unicornealen Seitenaugen der Scorpione sich in ihrem Bau von den merkwürdigen, sehr ursprünglichen zusammengesetzten Seitenaugen von Limulus wesentlich unterscheiden. Wir müssten dann die Seitenaugen der Scorpione für einen abgeleiteten Typus erklären (vgl. hierzu pag. 549 u. 598 u. ff.). Von den sechs dem Cephalothorax angehörigen Gliedmaassenpaaren rückt das vorderste (Cheliceren) während der Entwicklung vor die Mundöffnung, während das ihm zugehörige Ganglienpaar in nähere Verbindung mit dem Gehirn tritt. Die fünf dahinter gelegenen Beinpaare dienen der Locomotion und dem Kaugeschäfte. Während bei Limulus die Coxae sämmtlicher Paare zu bezahnten Kauladen vergrössert erscheinen, weisen bei den Scorpionen nur die Pedipalpen und die beiden ersten Gangbeinpaare eine basale ladenähnliche Bildung auf. Eine vor dem Munde zwischen den Cheliceren gelegene Oberlippe (Rostrum, Camerostome) ist beiden Formen gemeinsam; ebenso eine ursprünglich paarige, hinter dem sechsten Extremitätenpaar gelegene Vorragung, bei Limulus durch die Chilaria repräsentirt, bei den Scorpionen dagegen zu einer kleinen pentagonalen Platte, welche vor dem Operculum sich findet, verschmolzen.

Hinter dem Cephalothorax folgt bei den Scorpionen ein aus sieben Segmenten bestehendes Präabdomen, an das ein aus fünf Segmenten bestehendes Postabdomen mit dem terminalen Giftstachel sich anschliesst. Wenn wir als Repräsentanten des letzteren den langen Schwanzstachel von Limulus betrachten, so werden wir die gewöhnlich als Abdomen bezeichnete Region von Limulus als das Aequivalent des Prae- und Postabdomens der Scorpione auffassen. Diese Region besteht bei Limulus aus acht mit einander verschmolzenen Körpersegmenten. Mit Rücksicht auf gewisse fossile Formen (Belinurus) werden wir jedoch muthmassen dürfen, dass das letzte dieser Segmente streng genommen mehreren, nicht zur Sonderung gelangenden Körpersegmenten entspricht. Die Uebereinstimmung zwischen Limulus und dem Scorpion spricht sich in der Gliedmaassenentwicklung des abdominalen Körperabschnittes aus. In beiden Fällen werden im Embryo an den sechs vordersten Segmenten dieser Region Anlagen von Gliedmaassen gebildet. Von diesen wandelt sich das vorderste Paar bei Limulus in die auch beim Scorpion angedeutete, als Operculum bezeichnete plattenförmige Bildung um, an deren innerer Seite die Geschlechtsöffnungen gelegen sind. Die fünf hinteren Extremitätenpaare dienen bei Limulus als blattförmige, kiementragende Gliedmaassen der Respiration. Bei dem Scorpion entwickelt sich das vorderste Paar derselben zu den Pectines, während die vier übrigen zur Zeit der Entwicklung der Lungensäcke zu verschwinden scheinen.

Bei der Annahme naher verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Limulus und den Scorpionen spielt die Umwandlung der Kiemen des Limulus in die Lungen der Scorpione eine wichtige Rolle. Die Uebereinstimmung im Bau der betreffenden Organe ist thatsächlich eine sehr beträchtliche. Indess ergeben sich bei einer genaueren Ueberlegung, wie wohl der Uebergang von dem Kiemenbuch des Limulus in das Lungenbuch des Scorpions sich vollzogen haben mag, gewisse Schwierigkeiten, welche man durch verschiedene Hypothesen (Ray Lankester No. 16 und 20, Kingsley No. 14 und Mac Leod No. 21) zu beseitigen gesucht hat. Ray Lankester ist von einer recht gekünstelten, ursprünglichen Ansicht später selbst zurückgekommen und leitet neuerdings die Scorpionlunge durch einfache vollständige Einstülpung nach Innen von der Limuluskieme ab. Es würde hiebei nicht nur die Extremität als Ganzes, sondern jedes einzelne Kiemenblatt für sich eingestülpt, so dass die Zwischenräume zwischen den Kiemenblättern dann zu den Blättern des Lungenbuches werden. Dieser Auffassung steht die Kingsley's nahe. Nach unserer Ansicht liefert die Betrachtungsweise Mac Leod's die einfachste und mit den Thatsachen am besten in Uebereinstimmung stehende Erklärung. Mac Leod (No. 21) geht von der Ansicht aus, dass die Blätter des Kiemenbuches denen des Lungenbuches homolog sind. Die kiementragenden Extremitäten des Limulus werden gewöhnlich dicht an die Ventralseite des Abdomens angedrückt gehalten. Nur an jener angedrückten oberen Fläche der Extremität entwickeln sich die Kiemenblätter. Die Ventralseite von Limulus zeigt bereits eine den Kiemenblättern entsprechende Einbuchtung. Denken wir uns die einzelnen respiratorischen Gliedmaassenpaare weiter auseinandergerückt, als dies bei Limulus der Fall ist, und die Ränder der eben erwähnten Einbuchtung mit den Rändern der blattförmigen Extremität verwachsen, so wird hierdurch ein abgeschlossener Raum, der Lungensack, gebildet. Der freie hintere Rand der Extremität würde dann zum vorderen Rand des entsprechenden Stigma's. Durch diese Annahme Mac-Leod's werden gewisse Verhältnisse im Bau der Spinnenlunge erklärbar, z. B. dass

die Lungenblätter zum Theil nicht bloss an ihrem hinteren, sondern auch an ihrem seitlichen Rande frei sind, dass die entsprechenden Lungensäcke der beiden Seiten unter einander eine Verbindung haben etc. Es scheint daher die Auffassung Mac Leod's am besten begründet.

Wenn wir in der äusseren Körpergliederung, sowie im Bau und der Verwendung der Extremitäten zahlreiche Züge der Uebereinstimmung auffanden, so ist die Aehnlichkeit in Bezug auf die innere Anatomie nicht minder bemerkenswerth. Das Vorhandensein des Endosternums wurde bereits oben erwähnt. Hier sei nur erinnert an die mächtige, verästelte, durch mehrere Ausführungsgänge in den Darm mündende Leber, an die netzförmige Anlage der Geschlechtsdrüse, an das Vorhandensein eines circumösophagealen, die Schlundcommissur begleitenden, arteriellen Gefässringes (bei Limulus zu einer förmlichen Gefässscheide werdend) und endlich an das Vorhandensein einer an der Coxa des fünften Beinpaares (dritten Gangbeinpaares) gelegenen Drüse (ziegelrothen Drüse von Limulus, Coxaldrüse).

Wir haben oben vielfach Gelegenheit gehabt, auf Uebereinstimmungen in der Entwicklungsweise von Limulus und den Arachnoiden hinzuweisen. Die Uebereinstimmungen des Baues und der Entwicklung in beiden Gruppen sind so bedeutende, dass wir sie wohl kaum anders, als durch genetische Beziehungen zu erklären im Stande sind. Wir schliessen uns daher der Ansicht an, dass die Arachnoiden sich aus den Paläostraken durch Anpassung an das Landleben entwickelt haben.

Es sei hier erwähnt, dass vielleicht auch im Bereich der Gigantostraken eine Anpassung an den Aufenthalt im süssen Wasser und auf dem Lande (?) stattgefunden hat. Nach Zittel (No. 7) finden sie sich in der Steinkohlenformation mit Landpflanzen, Scorpionen, Insecten, Fischen und Süsswasser-Amphibien vereinigt. Auffallend ist für diese Gruppe die Schuppenbedeckung der Körperoberfläche.

Es ist ein naheliegender Gedanke, dem auch Ray Lankester Ausdruck gegeben hat, die Coxaldrüse der Arachnoiden und Xiphosuren mit einem der Nephridienpaare der Crustaceen in Homologie zu setzen. Es könnte hierbei nur die Schalendrüse in Frage kommen, welche dem Segmente der zweiten Maxillen, also ebenfalls dem fünften, gliedmaassentragenden Körpersegmente angehört. Hieraus würde sich die Folgerung ergeben, dass wir die Cheliceren der Arachnoiden dem I. Antennenpaar der Crustaceen homolog setzen müssten, eine Annahme, welche uns ziemlich gewagt und durch den Bau und die Entwicklung des Gehirns in beiden Gruppen nicht genügend gestützt erscheint. Für die Annahme einer Homologie zwischen der Schalendrüse, der Crustaceen und der Coxaldrüse von Limulus und Scorpio liegt um so weniger eine Nöthigung vor, als wir ja — wie uns Peripatus beweist — ursprünglich jedes Körpersegment als mit einem derart beschaffenen Drüsenpaar versehen uns vorzustellen haben.

Litteratur.

I. Trilobiten.

1. **Barrande, J.** *Système Silurien du Centre de la Bohême. Prague et Paris. Première Partie. Vol. 1. 1852 und Supplément au Vol. 1. 1872.*
2. **Ford, S. W.** *On some Embryonic Forms of Trilobites from the Primordial Rocks at Troy N.Y. Silliman's Americ. Journ. of Science and Arts. (3) Vol. 13. 1877.*
3. **Ford, S. W.** *On additional Embryonic Forms of Trilobites from the Primordial Rocks of Troy N.Y. etc. Silliman's Americ. Journ. of Science and Arts. (3) Vol. 22. 1881.*
4. **Matthew, M. A.** *Sur le développement des Premiers Trilobites. Ann. Soc. Roy. Malacologique de Belgique. Tome 23. 1888.*
5. **Walcott, C. D.** *The Trilobite: New and Old Evidence relating to its Organization. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge. Vol. 8. 1880—1881.*
6. **Walcott, C. D.** *Fossils of the Utica Slate. Trans. Albany Inst. X. 1879 (?). Soll Angaben über die Metamorphose von Priarthrus Becki enthalten.*
7. **Zittel, K. A.** *Handbuch der Paläontologie. I. Bd. 2. Abtheil. München und Leipzig. 1885.*

II. Xiphosuren.

8. **Beneden, E. van.** *De la Place que les Limules doivent occuper dans la Classification des Arthropodes d'après leur développement embryonnaire. Ann. Soc. Entom. Belgique. 15. Bd. 1871. Ann. and Mag. Nat. Hist. (4) 9. Bd. 1872.*
9. **Beneden, E. van.** *Beobachtungen über die ersten Stadien der Embryonalentwicklung von Limulus. Tageblatt der 46. Versammlung deutsch. Naturf. u. Aerzte in Wiesbaden. 1873. p. 58.*
10. **Brooks, W. K. and Bruce, A. T.** *Abstract of Researches on the Embryology of Limulus polyphemus. J. Hopkin's Univ. Circ. Vol. 5. 1885.*
11. **Dohrn, A.** *Unters. etc. 12. Zur Embryologie und Morphologie des Limulus Polyphemus. Jen. Zeitschr. f. Nat. 6. Bd. 1871.*
12. **Gerstäcker, A.** *Crustacea in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. 5. Bd. 1. Abth. 1866—1879.*
13. **Gulland, G. L.** *Evidence in favour of the View that the Coxal Gland of Limulus and of other Arachnida is a Modified Nephridium. Quart. Journ. Micr. Science. (2) 25. Bd. 1885.*
14. **Kingsley, J. S.** *Notes on the Embryology of Limulus. Quart. Journ. Microsc. Science. (2) 25. Bd. 1885.*
15. **Kingsley, J. S.** *The Ontogeny of Limulus. Zool. Anz. 13. Jg. 1890. Auch in: Amer. Natur. 24. Bd. 1890.*
16. **Lankester, E. Ray.** *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) 21. Bd. 1881.*
17. **Lankester, E. Ray.** *On the Coxal Glands of Scorpio hitherto undescribed and corresponding to the brick-red Glands of Limulus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 34. 1882—1883.*
18. **Lankester, E. Ray and Bourne, A. G.** *The minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. Microsc. Science. (2) 23. Vol. 1883.*
19. **Lankester, E. Ray.** *On the Sceleto-trophic Tissues and Coxal Glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24. 1884.*
20. **Lankester, E. Ray.** *New Hypothesis as to the Relationship of the Lung-book of Scorpio to the Gill-book of Limulus. Quart. Journ. Microsc. Science. Voc. 25. 1885.*
21. **Mac Leod, J.** *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. Biol. Tome 5. 1884.*
22. **Osborn, H. L.** *The Metamorphosis of Limulus polyphemus. John Hopkin's Univ. Circ. Vol. 5. 1885.*
23. **Packard, A. S. jr.** *The development of Limulus polyphemus. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. 2. Bd. 1872.*
24. **Packard, A. S.** *Farther Observations on the Embryology of Limulus etc. Amer. Nat. 7. Bd. 1873.*

25. **Packard, A. S.** *The Anatomy, Histology and Embryology of Limulus polyphemus. Anniversary Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. 1880.*
26. **Packard, A. S.** *On the Embryology of Limulus polyphemus. III. Amer. Nat. Vol. 19. 1885.*
27. **Packard, A. S.** *Farther studies on the brain of Limulus polyphemus. Zool. Anz. 14. Jg. 1891.*
28. **Patten, Will.** *Segmental Sense Organs of Arthropods. Journ. of Morphol. Vol. 2. 1889.*
29. **Patten, Will.** *On the Origin of Vertebrates from Arachnids. Quart. Journ. Micr. Science. (2) 31. Vol. 1890.*
30. **Watase, S.** *On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods. Stud. Biol. Laborat. Johns Hopkin's Univ. Vol. 4. 1890. Extr. in Quart. Journ. Microsc. Sc. (2) Vol. 31. 1890.*
31. **Willemoës-Suhm, R. v.** *On a Crustacean Larva at one time supposed to be the larva of Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23. 1883.*

XVII. Capitel.

ARACHNOIDEN.

Systematik: I. Scorpione
II. Pedipalpen
III. Pseudoscorpione
IV. Phalangiden
V. Solpugiden
VI. Araneinen
VII. Acarinen.

I. Scorpione.

Beschaffenheit und Entwicklungsbedingungen der Eier. Die Scorpione sind vivipar. Ihre dotterreichen, von einer dünnen Membran umgebenen, ovalen oder kugelrunden Eier liegen in einem Follikel, welcher durch Ausstülpung an der Wand der Eierstocksröhren entstanden ist. Entweder erfolgt schon hier die Befruchtung, so bei Euscorpius und Buthus (Metschnikoff, Laurie) oder dieselbe findet erst statt, wenn das Ei bereits aus dem Follikel in die Ovarialröhre übergetreten ist (Androctonus nach Kowalevsky und Schulgin). Im ersteren Falle verweilt der Embryo während eines grossen Theils seiner Embryonalentwicklung im Follikel (Buthus nach Joh. Müller) oder er verlässt dasselbe bei beginnender Segmentirung des Keimstreifens (Euscorpius italicus). Die weitere Entwicklung läuft dann in den Ovarialröhren bezw. Eileitern ab, welche somit zum Uterus werden. Die geburtsreifen Embryonen zeigen im Ganzen die Organisation des Mutterthieres.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die **Furchung** der Eier ist eine discoidale. An dem gegen die Ovarialröhre gerichteten Pol des Eies wurde (in dem jüngsten bisher beobachteten Stadium) eine Anzahl von Zellen gefunden, welche eine nur wenig umfangreiche, einschichtige Kappe auf dem Eidotter bilden, die Keimscheibe (Fig. 343). Von hier aus verbreitet sich das Blastoderm allmählich und zwar sehr langsam fortschreitend über den Dotter (Fig. 344 *A* u. *B*). Schon längst, bevor es diesen umwachsen hat, ist an der Stelle, wo es zuerst angelegt wurde, die Anlage und weitere

Differenzirung des Keimstreifens erfolgt. Eine Zerklüftung des Dotters, wie sie an den Eiern der Spinnen auftritt, findet bei den Scorpionen nicht statt.

Die discoidale Furchung der Scorpione möchten wir mit dem als Typus IV bezeichneten Furchungsmodus bei den Crustaceen vergleichen und ihn wie diesen auf die superficielle Furchung zurückführen (vgl. pag. 321 u. 322). Dies wird um so eher gestattet sein, als auch bei den Arachnoiden die superficielle Furchung im Allgemeinen eine grosse Verbreitung besitzt. Wir schreiben in dieser Beziehung den Scorpionen gegenüber den Araneinen abgeleitete Verhältnisse zu, obwohl sie sich im Uebrigen als ursprünglichere Formen darstellen. Die Entwicklung der Embryonen im Innern des mütterlichen Körpers zeigt zur Genüge, dass Veränderungen im ursprünglichen Entwicklungsmodus eingetreten sind.

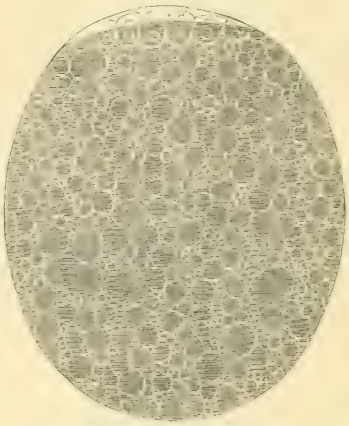


Fig. 343. Ei von Euscorpius italicus mit der aufgelagerten Keimscheibe (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

Die Bildung der Keimblätter. Nicht lange bewahrt die Keimscheibe ihren Charakter als einschichtige Zellenlage. In ihrer Mitte tritt eine Verdickung auf, welche sich an der gegen den Dotter gekehrten Fläche der Keimscheibe als eine Vorwölbung zu erkennen giebt. Diese Bildung ist nach Kowalevsky und Schulgin durch Einsenken von Zellen entstanden. Wenn man dazu die von Metschnikoff beschriebene Längsfurche an der Oberfläche der jetzt oval gewordenen Keimscheibe in's Auge fasst (Fig. 346 *A*, pag. 541), ist man geneigt, an einen langen spaltförmigen Blastoporus zu denken, wie er dem Peripatus zukommt und als Längsrinne des Keimstreifens bei den Insecten besteht. Jedenfalls geht auch hier von dieser Bildung die Differenzirung des inneren und mittleren Keimblattes aus.

Obwohl das „Einsenken von Zellen" sowie die Längsrinne in der erst kürzlich erschienenen Arbeit von Laurie (No. 23) nicht direct in Abrede gestellt wird, so vermochte sich der genannte Forscher doch nicht von dem Vorhandensein beider zu überzeugen, ja er scheint viel eher geneigt zu sein, an das Fehlen dieser Vorgänge zu glauben. Dieselben können somit noch nicht als feststehend betrachtet werden, zumal die davon gegebenen Beschreibungen keine sehr genauen sind. Laurie lässt das Entomesoderm durch Abspaltung aus der Zellmasse der Keimscheibe hervorgehen, ohne dass dabei eine besondere Regelmässigkeit in der Bildung zu beobachten wäre. Doch findet auch er am Hinterende der Keimscheibe eine verdickte Stelle, an welcher eine starke Vermehrung der Zellen (Bildung des Entomesoderms) vor sich geht und welche somit einer Invagination gleich gesetzt werden könnte (Fig. 345 *A*, *e*). Mit dieser Wucherungsstelle dürfte der von Metschnikoff (No. 24) beschriebene Schwanzhügel identisch sein, welcher an der Innenfläche der Keimscheibe gegen den Dotter vorragt und später

in den Schwanztheil des Embryos verlegt wird. Laurie vergleicht die verdickte Stelle mit dem Primitivstreifen der Wirbelthiere, und unwillkürlich wird man auch hierdurch wieder an die bei Peripatus obwaltenden Verhältnisse erinnert. Dort liegt die „Einwucherungsstelle“ am Hinterende des langgestreckten Blastoporus.

Wenn die Keimscheibe durch rege Vermehrung ihrer Zellen bereits eine Dicke von mehreren Zellschichten erreicht hat, scheinen sich diese noch recht wenig von einander abzugrenzen. Die gegen den Dotter gekehrte (innere) Fläche der Keimscheibe erscheint jetzt ganz unregelmässig gestaltet, denn hier lösen sich einzelne Zellen von ihr los und rücken in den Nahrungsdotter hinein (Fig. 344 *B*). Aus ihnen gehen die Dotterzellen hervor, welche amöboid gestaltet im Dotter sich vertheilen und dessen Verflüssigung bewirken ohne aber am Aufbau des Embryos Theil zu nehmen (Kowalevsky und Schulgin, Laurie). Sie verhalten sich somit anders, als man von den entsprechenden Zellen bei den Araneinen annimmt, welche am Aufbau des Mitteldarmes betheiligt sind. Das Entoderm der Scorpione entsteht dadurch, dass sich von der Zellmasse der Keimscheibe die unterste Zellschicht in Form eines regelmässigen Epithels differenzirt (Fig. 345 *A* und *B*, *ent*). Diese Zellen, welche dem Dotter eng anliegen, unterscheiden sich auch durch ihre sonstige Beschaffenheit von der darüber gelegenen dichten Zellenmasse, indem sie durch Aufnahme flüssiger Dottersubstanz ein glasartiges Aussehen gewinnen.

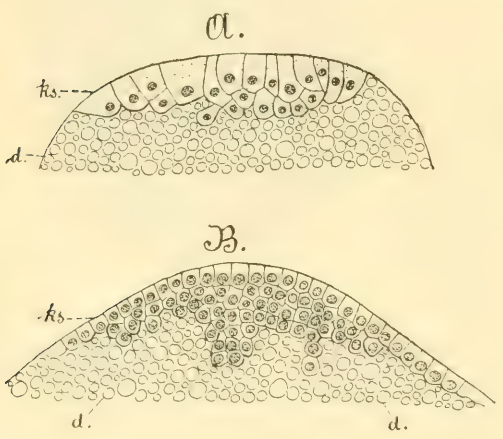


Fig. 344. *A* und *B* Schnitte durch die Keimscheibe und einen Theil des Eies von Euscorpius italicus (nach Laurie).
d Dotter, *ks* Keimscheibe.

Die voluminöse Zellenmasse, welche nach der Differenzirung des Entoderms zwischen diesem und dem Ectoderm übrig bleibt, entspricht dem Mesoderm (Fig. 345 *A* u. *B*). Anfangs eine ziemlich unregelmässig gelagerte Masse, welche sich im ganzen Bereich der Keimscheibe ausdehnt, erscheint dasselbe in späteren Stadien in Form zweier symmetrisch angeordneter Bänder neben der Mittellinie. Diese beiden Mesodermstreifen, welche am Hinterende in einander übergehen, erfahren späterhin eine Gliederung in die Ursegmente und Aushöhlung derselben (Fig. 345 *B*, *mes*).

Die Volumzunahme des Mesoderms wird auf Vermehrung der unteren Zellenmasse der noch nicht in Keimblätter differenzirten Keimscheibe zurückgeführt (Laurie). Wenn es sich so verhielte, dass die hauptsächliche Vermehrung der Zellen von einer Stelle am hinteren Ende der Keimscheibe ausgeht, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde, so würde sich damit ein Vorwachsen der Mesodermstreifen von hinten nach vorn ergeben, so wie es auch bei anderen gegliederten Formen stattfindet. Die Differenzirung der Mesodermstreifen schreitet dann wie bei diesen von vorn nach hinten fort.

2. Die Entstehung der Embryonalhüllen und die Ausbildung der äusseren Körperform.

Während der bisher besprochenen Vorgänge hat die Keimscheibe erst geringe Ausbreitung auf dem Dotter gewonnen. Sie stellt eine rundliche bis ovale Scheibe dar. Schon zu dieser frühen Zeit beginnt die Bildung der **Embryonalhüllen.** Gegen die Peripherie zu entsteht auf der Keimscheibe eine rings um dieselbe verlaufende Rinne, welche nunmehr den centralen Theil der Keimscheibe in Form einer leichten Erhebung gegen den wenig umfangreichen peripheren Bezirk abgrenzt. Am Rand der Rinne erhebt sich eine Duplicatur des Ectoderms, und diese Falte wächst nun von der Peripherie her über die Keimscheibe hinweg, um schliesslich in deren Mitte zur Verwachsung zu gelangen. So werden die beiden Blätter der Embryonalhülle gebildet, ein äusseres

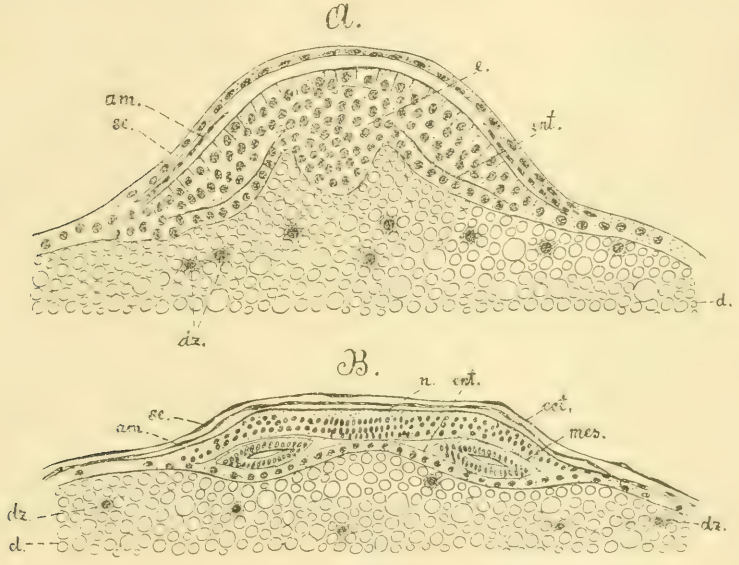


Fig. 345. *A* Querschnitt durch die hintere Parthie einer Keimscheibe, *B* durch eines der vorderen Segmente eines Keimstreifens (mit bereits angelegten Extremitäten) von Euscorpius italicus (nach Laurie).

am Amnion, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *e* Einwucherungsstelle, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *n* Anlage der Ganglienkette, *se* Serosa.

Blatt, die Serosa, welche dicht unter der Eihaut liegt, und ein inneres, das Amnion. Zwischen beide hinein sollen sich bei der Bildung der Ectodermduplicatur einzelne Mesodermzellen erstrecken (Kowalevsky und Schulgin).

Nach der durch Kowalevsky und Schulgin gegebenen Darstellung von der Bildung der Embryonalhüllen würde sich dieselbe bei den Scorpionen (wenigstens bei Androctonus) so verhalten, wie wir sie von den Insecten und Wirbelthieren kennen. Laurie konnte sich bei der von ihm untersuchten Form (Euscorpius italicus) von einer derartigen Bildungsweise der Embryonalhüllen nicht überzeugen, sondern er glaubt, dass die beiden

Zellschichten, welche die Serosa und das Amnion bilden, jede für sich von der Peripherie der Keimscheibe aus über diese hinwegwachsen. Zuerst entsteht die Serosa, indem sich rings um den Rand der Keimscheibe eine Zellenschicht erhebt und über deren Oberfläche gegen ihre Mitte hin strebt, um dort zu verwachsen. Erst nachdem diese Verwachsung erfolgt ist, tritt unter ihr eine zweite Zellenlage auf, das Amnion, welches den gleichen Process durchmacht (Fig. 345 *A* und *B*). Ein derartiges Vorwachsen einer einschichtigen Zellenlage ist schwer zu verstehen und muss wohl auf die Bildung einer Falte zurückgeführt werden. Die von Kowalevsky und Schulgin beobachtete Bildungsweise der Embryonalhüllen ist daher als der ursprünglichere Modus anzusehen. Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen übrigens auch bei den Insecten (besonders bei den Hymenopteren) aufzutreten, indem dort ebenfalls das äussere Blatt der Falte über das innere hinauswächst und dies ganz hinter sich zurücklässt, so dass es rudimentär erscheint oder ganz schwindet (man vgl. die weiter unten für die Hymenopteren sowie für die Aphiden und Oecanthus gegebene Darstellung dieser Verhältnisse). Die Embryonalhülle besteht dann nur aus dem äusseren Blatte, der Serosa. Soweit erstreckt sich die Reduction, wie es scheint, bei den Scorpionen nicht, sondern es werden bei ihnen immer zwei Blätter gefunden (Metschnikoff, Ganin[1]), Blochmann). Auch Metschnikoff fand, dass das innere Blatt erst später als die Serosa gebildet wird, und es scheint dadurch die Angabe von Laurie bestätigt zu werden, obwohl Metschnikoff über die Bildungsweise des inneren Blattes genaue Angaben nicht zu geben vermag. Während sich die Serosa aus grossen Zellen zusammensetzt, wird das Amnion aus weit kleineren Zellen gebildet. Zwischen beiden sollen sich feine Fäden ausspannen, welche von den kleinen Zellen des inneren Blattes ausgehen (Fig. 347).

Bei den Mesodermzellen, welche sich nach Kowalevsky und Schulgin zwischen beide Blätter der Embryonalhülle erstrecken, ist man geneigt, an Dotterpartikel zu denken, wie sie sich auch bei den Insecten zwischen Amnion und Serosa zuweilen finden, eine Erscheinung, welche durch das ursprüngliche Zustandekommen der Embryonalhüllen erklärt wird. Laurie fand keine Mesodermzellen zwischen den Embryonalhäuten auf. Eine bessere Beurtheilung dieses Verhaltens wird erst nach dem Erscheinen der ausführlichen Arbeit möglich sein, da bisher nur eine nicht von Abbildungen begleitete Mittheilung vorliegt. (No. 19).

Während der Differenzirung der Keimblätter und der Ausbildung der Embryonalhüllen verändert die Keimscheibe ihre Gestalt in der Weise, dass sie sich am vorderen Ende verbreitert (Fig. 346 *A*). Die schmale hintere Parthie ist stark verdickt, da hier eine rege Production von Zellmaterial stattfindet. In der Mittellinie erscheint an der Oberfläche der Keimscheibe die schon früher erwähnte rinnenförmige Einsenkung, welche schon sehr bald wieder verschwindet (Fig. 346 *A*, nach Metschnikoff). Durch eine mehr dem Vorderende genäherte Querfurche wird der Kopfabschnitt vom primären Rumpf getrennt, doch scheinen ungefähr gleichzeitig oder doch sehr bald darauf einige weiter nach hinten gelegene Querfurchen aufzutreten, welche die Anlagen der ersten Körpersegmente und einen grösseren hinteren Abschnitt bezeichnen, von welchem letzteren aus sodann die Abschnürung weiterer Segmente erfolgt (Laurie).

[1]) Die russisch geschriebene und, soviel uns bekannt ist, nicht von Abbildungen begleitete Abhandlung Ganin's über Scorpionentwicklung (No. 18, 1867) konnte von uns nicht eingesehen werden.

Metschnikoff beschreibt ein Stadium, auf welchem der Embryo in drei primäre Abschnitte getheilt erscheint. Der vorderste entspricht dem primären Kopfabschnitt und der hintere dem Postabdomen, während aus dem mittleren Abschnitt der übrige Körper hervorgehen solle. Diese Auffassung konnte von Metschnikoff nicht sicher erwiesen werden, und es ist wahrscheinlicher, dass alle Rumpfsegmente sich vom hinteren Abschnitte abgliedern. Diese ersten Stadien des segmentischen Keimstreifens zeigen eine gewisse Aehnlichkeit mit Entwicklungsstadien der Trilobiten und könnten dadurch zu einer Vergleichung beider Anlass geben (vgl. oben pag. 516).

Bei Euscorpius wurde ein Stadium beobachtet, auf welchem der primäre Kopfabschnitt, ein darauf folgendes kleineres Segment (das der Cheliceren), ein nächstes grösseres (das der Pedipalpen), sowie ein in der Anlage begriffenes, noch nicht völlig abgegrenztes Segment (das des ersten Beinpaares) und endlich der umfangreichere Schwanzabschnitt vorhanden war. Durch Abtrennung weiterer Segmente von dem letzteren wird die Zahl der Körperabschnitte vermehrt. Die vordersten derselben erscheinen, mit Ausnahme des ersten primären Rumpfsegments, am weitesten ausgebildet. Sie verlieren an Deutlichkeit der Ausprägung, je näher sie dem Schwanzende kommen. Eine in der Mittellinie auftretende Furche (Neuralrinne), welche in Beziehung zur Bildung der Bauchganglienkette steht und nichts mit jener früher erwähnten medianen Längsfurche zu thun hat, theilt die Keimscheibe in zwei symmetrische Hälften (Fig. 346 *B*). Nunmehr tritt die Aehnlichkeit dieser Embryonalanlage mit dem Keimstreifen anderer Arthropoden und des Peripatus stark hervor. Der Keimstreif liegt dem Dotter auf, indem er seine ventrale Fläche nach aussen kehrt. In dem Bereich, welchen er einnimmt und welcher den grössten Theil der Keimscheibe umfasst, erscheint letztere stärker verdickt (Fig. 345 *B*), doch erstrecken sich die Keimschichten auch ausserhalb des Keimstreifens über den Dotter, nur erscheinen sie hier weit schwächer ausgebildet. Sie umwachsen allmählich den ganzen Dotter, der somit in's Innere des Embryos zu liegen kommt.

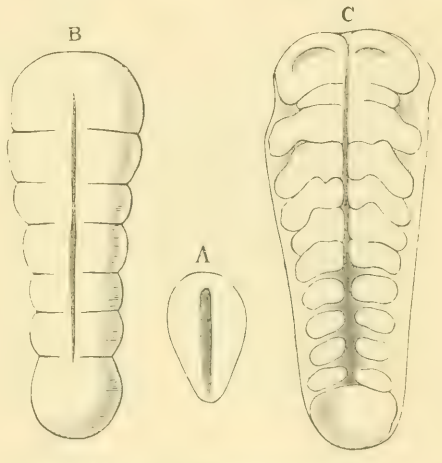


Fig. 346. *A—C* Keimscheibe (*A*) mit der medianen Längsfurche und Keimstreifen (*B* und *C*) von Euscorpius italicus (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

In *B* und *C* ist die Neuralrinne, in *C* sind am Kopfabschnitt die halbmondförmigen Scheitelgruben, sowie sowie weiter hinten die Anlagen der Extremitäten des Cephalothorax und Abdomens zu sehen.

Die Umwachsung des Dotters durch die schon längst als Keimblätter differenzirten Zellschichten kann nicht als Gastrulation aufgefasst werden, wofür sie Balfour ansah. Demgemäss liegt auch der Blastoporus nicht an der Rückenfläche, sondern er ist vielmehr an der Ventralfläche zu suchen, worauf bereits weiter oben hingewiesen wurde (pag 537).

Wenn etwa zehn Körpersegmente angelegt sind (Metschnikoff) oder nach Laurie's Darstellung bereits früher, machen sich die Extremitäten bemerkbar. Sie entstehen als Vorwulstungen der Segmente zu beiden Seiten der Mittellinie (Fig. 346 *C* u. 348) und erscheinen als hohle Stummel, da sich die jetzt bereits zur Ausbildung gelangten Ursegmente grösstentheils in sie hinein lagern (Fig. 347 u. 355 *A*, pag. 555), ein Verhalten, welches wir in ganz entsprechender Weise ausser bei den Spinnen auch noch bei Peripatus und den niederen Vertretern der Insecten kennen lernen werden. Die Ausbildung der Extremitäten erfolgt ebenfalls in der Reihenfolge von vorn nach hinten, doch bleiben die Cheliceren auffallender Weise sehr stark zurück (Fig. 346 *C*). Wenn die Pedipalpen bereits als umfangreiche Gebilde erscheinen, treten sie kaum erst als kleine Höcker auf (Fig. 348). Man muss dies Verhalten wohl durch den weit geringeren Umfang erklären, welchen sie auch beim ausgebildeten Thier besitzen. Sowohl Pedipalpen wie Cheliceren zeigen eine zweifellos postorale Lagerung, denn der Mund kommt weit nach vorn zwischen den Scheitellappen zur Anlage (Fig. 348 *m*). Vor dem Mund tritt später ein unpaares Gebilde, die Oberlippe (oder das Rostrum) auf (Fig. 349 *B*). Mit den Cheliceren und Pedipalpen zeigen die darauf folgenden vier Beinpaare in der Anlage die grösste Aehnlichkeit sowohl der Gestaltung wie der Lagerung nach (Fig. 347 u. 348). An die Reihe der thoracalen Beinpaare schliesst sich eine weitere von sechs Paar abdominalen Extremitäten an, welche ebenfalls die gleiche Beschaffenheit aufweisen (Fig. 347), nur sind sie weniger umfangreich. Letzteres betrifft zumal das erste Paar, welches bald zurücktritt und an dessen Stelle die leichten Erhebungen für die Genitalöffnungen (Genitalpapillen, Opercula) entstehen, während aus dem zweiten Paar die umfangreichen Kämme hervorgehen (Fig. 349 *C*, *pe*). Die vier hinteren Paare werden wieder rückgebildet, doch treten sie vorher in Beziehung zur Bildung der Lungensäcke, wie weiter unten besprochen werden soll (Fig. 350 *ap* III bis *ap* VI).

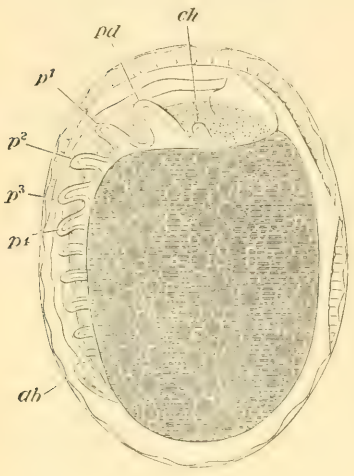


Fig. 347. Embryo von Euscorpius italicus in den Embryonalhüllen, zwischen denen sich feine Fäden ausspannen (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

Man sieht den auf dem Dotter liegenden Keimstreifen im Profil.

ab das nach vorn umgeschlagene Postabdomen, *ch* Cheliceren, *pd* Pedipalpen, p_1—p_4 die vier Gangbeine, dahinter die Abdominalextremitäten.

Während der Keimstreifen an Zahl der Segmente und Gliedmaassen zunahm, haben sich auch seine Lagebeziehungen zum Dotter einigermassen geändert. Durch fortschreitendes Wachsthum hatte er schliesslich die eine Hälfte des ovalen Eidotters ziemlich bedeckt; indem dann aber besonders das Vorderende stark auswuchs, legten sich die Scheitellappen auf die andere Hälfte hinüber, und der Keimstreif erschien nunmehr um den Eipol herum gebogen (Fig. 355 *A* u. *B*, pag. 555). Das Hinterende des Keimstreifens schlägt sich dagegen nach vorn um (Fig. 347, 348 und 355 *B*) und, Ventralfläche gegen Ventralfläche gekehrt,

wächst so das Postabdomen eine ganze Strecke vor. An seiner unteren Fläche ist eine Furche, die Fortsetzung der Neuralrinne, zu bemerken (Fig. 349 *B*). Es gliedern sich später an ihm fünf Segmente ab, und am Ende bleibt das Telson übrig (Fig. 349 *C*). Am Keimstreifen selbst ist in Form segmentweise angeordneter Verdickungen die Bauchganglienkette deutlich geworden (Fig. 349 *A* u. *B*). Schon lange bevor die Entwicklung des Keimstreifens so weit vorschritt, haben sich ausserhalb desselben die Keimschichten weiter über den Dotter verbreitet, nicht nur das Ectoderm, sondern unter ihm auch das aus grösseren Zellen bestehende Entoderm, welches somit den Dotter direct in sich einschliesst[1]). Dieser wird im Laufe der Entwicklung von ihm resorbirt, nachdem sich wahrscheinlich die in ihm vertheilten Dotterzellen an seiner Verflüssigung betheiligt haben. Mit dem vom Entoderm durch Umwachsung des Dotters gebildeten Mitteldarm tritt die Ectodermeinstülpung in Verbindung, welche sich zwischen den Scheitellappen einsenkte (Fig. 348 und 355 *B*, *m*). So entsteht der Vorderdarm. Auch der Enddarm geht aus einer Einsenkung des Ectoderms hervor, welche wohl an der Ventralfläche des Telsons (nach Kowalevsky und Schulgin am vorletzten Segment) liegt. — Bei dem Vorwachsen der Zellenschichten vom Keimstreifen aus über den Dotter hin hat sich auch das Mesoderm betheiligt, welches, ebenfalls von der Ventralseite ausgehend, zwischen Ectoderm und Entoderm weiter vorrückt. So setzt sich von der schon früh angelegten Ventralfläche her die Ausbildung des Embryos gegen die Rückenfläche fort, bis zuletzt auch diese zu völliger Bedeckung gelangt.

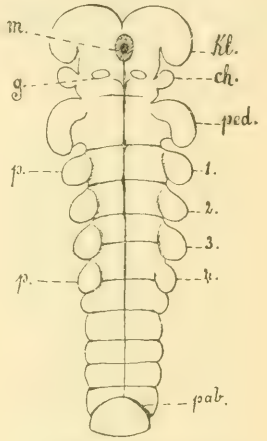


Fig. 348. Keimstreifen von Euscorpius italicus (nach Laurie).

ch Cheliceren, *g* Ganglien des Chelicerensegmentes, *kl* Kopflappen, *m* Mund, *p* die Gangbeine, *pab* das nach vorn umgeschlagene Postabdomen, *ped* Pedipalpen, *1*, *2*, *3*, *4* erstes bis viertes Beinpaar.

Es scheint, als ob bei der Ausbreitung der Embryonalanlage über den Dotter auch die Ursprungslinie der Embryonalhüllen mit verlagert würde und diese infolgedessen schliesslich den ganzen Embryo umgeben. Nach Metschnikoff's Beobachtung sollen sie sich, offenbar nach vorausgegangener Verwachsung am Rücken, ganz vom Embryo ablösen und dann eine isolirte zweischichtige Hülle um ihn bilden. Uebrigens soll nach der von Metschnikoff bestätigten Angabe Ganin's zwischen der inneren Embryonalhülle und dem Embryo von letzterem noch ein feines cuticulares Häutchen abgesondert und losgelöst werden. Dies würde also eine Art Larvenhaut sein, wie sie bei Spinnen und Milben vorkommt. Der Embryo wird mit den Embryonalhüllen geboren und durchbricht sie erst im Freien (Metschnikoff).

Bei dem Embryo, soweit wir ihn bis jetzt kennen lernten, traten die Extremitäten nur als stummelförmige Anhänge hervor. Dies ändert sich, indem die Pedipalpen sich gabeln und damit ihren späteren Charakter als Scheeren gewinnen (Fig. 349 *B*). Die Cheliceren folgen ihnen

[1]) Man vergl. hierzu die weiter unten (pag. 552) gegebene ausführlichere Darstellung von der Bildung des Darmcanals.

darin nach. Beide rücken gegen den Mund hin und lagern sich zu dessen Seite. An der Basis der Pedipalpen und der vier Beinpaare tritt schon früh ein nach der Mittellinie gerichteter, anfangs ziemlich umfangreicher Fortsatz auf, aus welchem die kauladenähnlichen Anhänge dieser Extremitäten hervorgehen. Dieselben haben bekanntlich bei der Vergleichung der Scorpione mit Limulus eine wichtige Rolle zu spielen. Es dürfte von Bedeutung sein, dass der Embryo (nach Laurie) an allen vier Beinpaaren diese Anhänge besitzt, während beim ausgebildeten Thier (ausser den Pedipalpen) nur die beiden ersten Beinpaare damit versehen sind.

Erst ziemlich spät (in dem Stadium der Fig. 349 *C*) tritt die Gliederung der Extremitäten auf, mit deren Fortschreiten der Embryo sich mehr seiner definitiven Gestalt nähert (Fig. 350 u. 349 *C*), da die Gliedmaassen zugleich in die Länge wachsen und auch der übrige Körper die

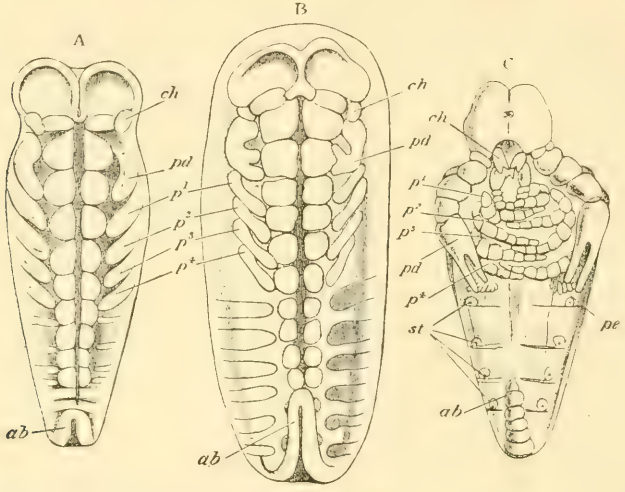


Fig. 349. *B* und *C* drei Embryonen von Euscorpius italicus (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

ab Postabdomen, *ch* Cheliceren, *pd* Pedipalpen, p^1—p^4 die vier Gangbeine, *pe* die Kämme, *st* Stigmen.

In der Medianlinie die Neuralrinne, zu deren beiden Seiten die Anlage der Bauchganglienkette. An den Scheitellappen sind in *A* und *B* die Scheitelgruben, in *C* die Mittelaugen zu sehen. Die quere Streifung am Abdomen ist der Ausdruck der durch die Ursegmente hervorgerufenen inneren Segmentirung.

schon früher charakterisirten Veränderungen durchmacht. Von den abdominalen Anhängen treten diejenigen des ersten Segments zurück, während die des zweiten weiter auswachsen und die Querfurchen erhalten, welche anzeigen, dass man es in ihnen mit der Anlage der Kämme zu thun hat. Wichtige Veränderungen vollziehen sich mit den folgenden vier Gliedmaassenpaaren, indem an ihrer Rückseite Einstülpungen entstehen, die zur Bildung der Lungen führen (Laurie). Während der Bildung dieser Einstülpungen treten die Abdominalanhänge selbst allmählich zurück. Der Embryo der Fig. 350 lässt die Abdominalextremitäten noch deutlich erkennen, während in Fig. 349 *C* die vier Stigmenpaare bereits vorhanden sind.

Die Entstehung der Lungen als Einstülpungen an der Rückseite der Abdominalextremitäten bildet einen wichtigen Punkt in der Vergleichung der Scorpione mit dem Limulus, indem man diesen ontogenetischen Vorgang auf die Einbeziehung der Kiemenblätter in's Innere des Körpers zurückführt. Obwohl auch wir geneigt sind, uns auf diesen Standpunkt zu stellen, so scheint uns doch, dass die von Laurie zur Stütze dieser wichtigen Frage beigebrachten Beweise noch nicht völlig genügend sind und dass ein Gegenstand von so weittragender Bedeutung eine etwas gründlichere Behandlung verlangt, als er sie in jener Abhandlung gefunden hat. Es ist gar nicht zu verkennen, dass die Beziehung der Lungeneinstülpungen zu den Abdominalextremitäten eine höchst auffallende ist. Dies geht schon aus einer von Metschnikoff gegebenen Abbildung hervor (Fig. 350), obwohl dieser Forscher bemerkt, dass die (von ihm als Kiemenlöcher bezeichneten) Lungeneinstülpungen nicht aus den Extremitäten hervorgehen. Nach ihm entstehen sie nur an der Stelle der verschwundenen Abdominalextremitäten.

Hinter dem letzten stigmentragenden Segment kommt noch ein weiteres Segment des Präabdomens zur Ausbildung, worauf das nunmehr in fünf echte Segmente und das Telson gegliederte Postabdomen folgt, welches noch immer nach vorn umgeschlagen ist (Fig. 349 *C*). An seinem Ende hat sich der Stachel geformt, und zwei Ectodermeinstülpungen lassen hier die paarige Giftdrüse entstehen, welche auch beim ausgebildeten Thier durch zwei Oeffnungen an der Spitze des Telson ausmündet. An der Basis desselben trat als Ectodermeinstülpung der After auf.

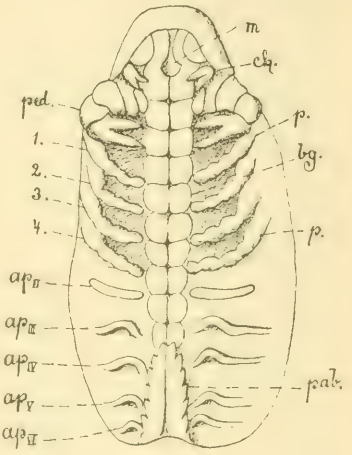


Fig. 350. Embryo von Euscorpius italicus (nach Metschnikoff). *1—4* (*p*) die vier Beinpaare, *ap*II bis *ap*VI Abdominalextremität *II—VI*, *bg* Bauchganglienkette, *ch* Cheliceren, *m* Mund, *pab* Postabdomen, *ped* Pedipalpen.

Mit den geschilderten Veränderungen hat der Embryo im Ganzen die Gestalt des ausgebildeten Thieres erreicht, indem während dessen auch die noch zu schildernde Ausbildung der inneren Organe und diejenige der Körperbedeckung, besonders auch die Abscheidung der Chitindecke, vor sich gegangen ist. Zur Zeit des Ausschlüpfens erhebt der junge Scorpion das Postabdomen über den Rücken und gleicht dann völlig dem alten.

3. Die Bildung der Organe.

A. Das Nervensystem und die Augen.

Die **Ganglienkette** ist bereits früh in Form zweier verdickter Streifen angelegt, welche zu beiden Seiten der medianen Rinne durch die ganze Länge des Körpers verlaufen (Fig. 349 A. u. B.). An ihnen ist bald die Segmentirung in die ventralen Ganglien zu bemerken. Diese vermehren ihre Zellmasse (nach Kowalevsky und Schulgin) dadurch, dass an zehn bis zwölf Punkten jedes Körpersegmentes grubenförmige Einsenkungen

auftreten, welche besonders starke Wucherungsstellen des Ectoderms darstellen. Solche finden sich auch an 15—20 Stellen des Kopfabschnittes. Man möchte dabei an Anlagen (bezw. Rudimente) von Sinnesorganen denken. Sie schwinden, wenn die Ganglienkette sich von der Hypodermis löst und in die Tiefe verlagert wird. An der Bildung der Bauchganglienkette scheint auch der eingestülpte Mittelstrang (die Neuralrinne) betheiligt zu sein (Patten, Laurie), doch sind diese Verhältnisse noch nicht genügend klar gestellt.

Ob zwischen der Ganglienkette und dem oberen Schlundganglion eine Continuität der Anlage besteht oder ob sie sich getrennt anlegen, vermögen wir aus den vorliegenden Angaben nicht zu ersehen.

Das obere Schlundganglion scheint in enger Verbindung mit den Einstülpungen zu entstehen, welche man in frühen Stadien anfangs als rundliche, später als halbkreisförmige Gruben an den Scheitellappen bemerkt (Fig. 346 *C* u. 349 *A* u. *B*). Wenn diese Scheitelgruben noch ziemlich flach sind, tritt zwischen ihnen eine starke Verdickung des Ectoderms auf (Fig. 354 *A*). Dieselbe bildet die mediane Wand beider Einsenkungen. Wir möchten annehmen, dass diese Verdickung hauptsächlich zur Bildung des Gehirnes verwendet wird. Später vertiefen sich die Gruben und, indem sich ihre Oeffnungen verengern, rücken dieselben mehr nach hinten, wie dies bei der Bildung der Augen noch genauer besprochen werden muss. Es scheint, dass dabei die Anlage des Gehirns sich allmählich von den Gruben ablöst und wohl auch mehr seitlich verlagert wird. So kommt es, dass die Gehirnanlage später seitlich von den Gruben gefunden wird. Diese letzteren stellen die Anlage der Mittelaugen dar.

Vorstehende Darstellung entspricht nicht ganz den von Laurie, sowie von Kowalevsky und Schulgin gemachten Mittheilungen, da diese das Gehirn in noch innigerem Zusammenhang mit den Einsenkungen, ja sogar direct aus diesen hervorgehen lassen; doch vermögen wir die von Laurie und Patten gegebenen Bilder nicht anders zu deuten, als dies vorstehend geschah. Danach würde zwar ein Zusammenhang in der Bildung des Gehirns und der Mittelaugen vorhanden sein, aber nicht ein so inniger, wie dies aus den Worten der genannten Autoren hervorzugehen scheint.

An der Anlage des Gehirns und besonders an den Parthien der Gruben, welche an seiner Bildung theilnehmen, sind die nämlichen kleinen Vertiefungen vorhanden, welche schon bei der Bildung der Ganglienkette erwähnt wurden und als Bildungsheerde von Zellen angesehen werden (Kowalevsky und Schulgin, Laurie). Mit der Trennung des Gehirns von den Gruben scheint dasselbe auch seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm zu verlieren.

Mit dem Gehirn vereinigen sich die Ganglien des Chelicerensegmentes (Kowalevsky und Schulgin), was auch den Verhältnissen beim ausgewachsenen Thiere entspricht. Die beiden Nervenpaare der Cheliceren nehmen demnach ihren Ursprung vom Gehirn, welches sich in einen vorderen Abschnitt (Ursprung der beiden Sehnervenpaare), einen mittleren unpaaren Abschnitt von geringem Umfang (Ursprung des Nerven für das Rostrum) und einen hinteren paarigen Theil (Ursprung der Cheliceren- und sympathischen Nerven) gliedert. Die Ganglienpaare der Brust und (wie es scheint) die der beiden ersten Hinterleibssegmente vereinigen sich zu der grossen thoracalen Ganglienmasse, welche sich hinter dem Oesophagus nahe an das Gehirn herandrängt. Die Zahl der Abdominalganglien wird durch Verschmelzung einzelner Paare auf sieben

(wahrscheinlich vier für das Prä- und drei für das Postabdomen) reducirt. Diese Verhältnisse sind zum Theil schon durch die bereits im Jahre 1837 angestellten Untersuchungen von H. Rathke bekannt geworden (No. 28).

Die Bildung der Mittelaugen steht dadurch in Beziehung zu derjenigen des oberen Schlundganglions, dass beide Gebilde ihre Entstehung auf die Scheitelgruben zurückleiten, oder doch wenigstens zum Theil auf diese zurückzuführen sind. Dass die Scheitelgruben an der Bildung des Gehirns betheiligt sein sollen, wurde bereits früher erwähnt. Wahrscheinlich noch ehe die völlige Trennung des Gehirns von den Gruben erfolgt ist, rücken die beiden Einstülpungsöffnungen (Fig. 351 *A*, *e*) nach hinten und gegen die Mittellinie hin, um hier später zu einer gemeinsamen Einsenkung zu verschmelzen. Dieser Vorgang beruht offenbar auf einem Wachsthumsprocess, vermöge dessen die jetzt zwischen den Gruben gelegenen Parthien allmählich in sie einbezogen werden. Wenn wir Laurie's Darstellung recht verstehen, so scheint die gemeinsame Grube sehr umfangreich aber ziemlich seicht zu sein (Fig. 351 *B*, *e*). Sie liegt dicht vor den jetzt bereits scheerenförmig entwickelten Cheliceren.

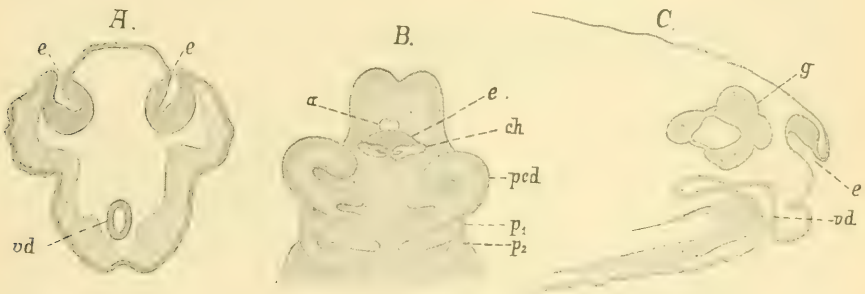


Fig. 351. *A*—*C* Euscorpius italicus (nach Laurie).

A Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos, *B* vorderer Theil eines Embryos in der Ebene ausgebreitet und von der Ventralseite gesehen, *C* Längsschnitt durch das Vorderende.

a Anlage der Mittelaugen (Linsen), *ch* Cheliceren, *e* Scheitelgruben, *g* Gehirn, p_1, p_2 erstes und zweites Gangbeinpaar, *ped* Pedipalpen, *vd* Vorderdarm.

Freilich lässt sich die Lagenbeziehung der Cheliceren zu dieser Grube aus den betreffenden Abbildungen nicht recht erkennen, doch muss man sich in Ermangelung einer besseren damit begnügen. In der Fig. 354, *F* sind einige Stadien der Gruben durch die Umrisse angedeutet; doch sind leider auch aus Patten's Darstellung diese Verhältnisse nur sehr unvollkommen zu erkennen.

Indem der vordere Rand der Grube gegen den hinteren vorwächst, wird dieselbe überdeckt, resp. ihre Oeffnung nach aussen wird immer kleiner (Fig. 351 *C* u. 354 *F*). Die nach aussen gerichtete, unter der Hypodermis gelegene Wand der Grube verdickt sich (Fig. 351 *C*), während die innere Wand schwach und einschichtig bleibt. Die ganze Einsenkung, welche sich ziemlich dicht der Hypodermis anlegt, erfährt eine Abplattung von vorn nach hinten, so dass sie nur noch als eine flache Tasche erscheint (Fig. 352 *A*). Doch lässt sich an ihr eine rechtsseitige und linksseitige Parthie unterscheiden, welche der Anlage je eines der beiden Augen entsprechen.

Bei der von vorn nach hinten gerichteten Abplattung, welche die gemeinsame Augengrube erfuhr, wurde die Höhlung derselben grösstentheils verdrängt, und es sind schliesslich nur noch Spuren desselben zu erkennen (Fig. 352 *A*). Auch die Oeffnung der Augengrube nach aussen gelangt bald zu völligem Schluss. Die verdickte Vorderwand der Grube liegt jetzt der Hypodermis dicht an (Fig. 352 *A*, *r*). In ihr ist bereits Pigment aufgetreten. Sie repräsentirt die Retina des Auges, aus welcher später durch allmähliche Differenzirung die Gruppen der Retinulazellen, sowie die zwischenliegenden Pigmentzellen hervorgehen. Die über der Retina gelegene Hypodermisschicht (*h*) wird zum Glaskörper und hat nach aussen die Linse abzuscheiden, weshalb man sie neuerdings auch als lentigene Schicht bezeichnet (Mark). Die hinter der Retina (d. h. nach innen von derselben) gelegene Zellschicht (Fig. 352 *pr*) ist eine, auch beim ausgebildeten Thier vorhandene postretinale Schicht von Ectodermzellen. Diese scheidet nach hinten eine Cuticula ab, welche das Auge abschliesst

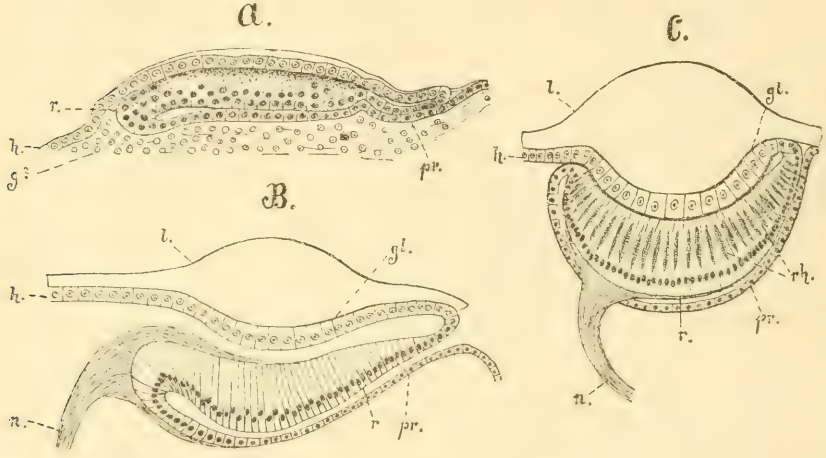


Fig. 352. *A*—*C* Schnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien der Mittelaugen des Scorpions (*A* nach Parker, *B* und *C* schematisch).

g Gehirn (?), *gl* Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *n* Sehnerv, *pr* postretinale Schicht, *r* Retina, *rh* Rhabdome.

(Fig. 352 *C*). Die postretinale Schicht selbst tritt später in engen Contact mit der Retina. Eine Cuticula-ähnliche Bildung wie die Basalmembran der Postretinalschicht tritt auch zwischen Glaskörperschicht und Retina auf (Parker). Sie stellt die verschmolzenen Cuticularsäume dieser beiden Zellschichten dar, welche sie von einander trennt (Fig. 352 *C*).

Von besonderem Interesse sind die Innervirungsverhältnisse des sich entwickelnden Auges. Es wurde schon früher gezeigt, dass ein Theil der Scheitelgruben mit zur Bildung des Gehirns beiträgt, und zwar dürften auf diese Weise hauptsächlich die optischen Ganglien entstehen (Patten). In Fig. 354 *B* u. *C* sieht man dieselben in Verbindung mit der Augengrube. Wenn sie sich später von ihr absetzen, entsteht an dieser Stelle der Sehnerv (Fig. 354 *C* u. *D*). Nach der entgegengesetzten Seite stehen die Sehganglien noch von früher her in Verbindung mit dem Gehirn (Fig. 354 *A*—*D*).

In den früheren Entwicklungsstadien des Auges steht der Sehnerv zunächst mit der convexen Fläche der Augeneinstülpung in Verbindung (Parker), und zwar scheinen sich die Nervenfasern besonders mit der gegen die Hypodermis zu gerichteten Fläche der Augentasche zu vereinigen (Fig. 352 *B*). Diese Fläche entspricht aber der beim fertigen Auge nach vorn gerichteten Seite der Retina, d. h. die Nervenfasern verbinden sich in diesem Stadium mit demjenigen Ende der Sehzellen, welches beim ausgebildeten Auge das freie, nach Aussen gerichtete Ende darstellt. Sie zeigen also das entgegengesetzte Verhalten wie beim ausgebildeten Thier, und man nimmt an, dass die Nervenendstellen während des weiteren Laufes der Entwicklung vom äusseren nach dem inneren Ende der Sehzellen verlagert werden (Mark, Parker). Die hierbei sich vollziehenden Vorgänge, welche, wenn sich die Sache wirklich so verhält, von grossem histologischen Interesse sein würden, sind noch nicht als klar gestellt zu betrachten. Vom theoretischen Standpunkte aus ist ein Verhalten des Sehnerven, wie es hier geschildert wird, recht einleuchtend. Die Augenanlage erscheint als Einstülpung, und man sollte erwarten, dass bei deren Schluss vorn die Linse und der Glaskörper, an der Hinterseite aber die Retina zur Ausbildung gelange. An die Hinterwand würde dann der Nerv herantreten. Letzteres ist zwar wirklich der Fall, aber Linse und Glaskörper werden von einem ausserhalb des Bereichs der Einstülpung gelegenen Theil der Hypodermis gebildet (Fig. 352 *A—C*). Es ist also eine auffallende Veränderung in der Bildung der Augen eingetreten, deren Ursache wir noch nicht kennen. Die Folge dieser Veränderung ist, dass die früher nach innen gerichtete Fläche der Retina nunmehr nach Aussen (gegen die lentigene Hypodermis) gekehrt werden muss (Fig. 352 *B*). Mit dieser Fläche verbindet sich zwar noch der Nerv, indem er dem früheren Verhalten treu bleibt; um aber die Bildung des Auges nach dem neuen Modus zu ermöglichen muss er von der früher inneren und convexen Fläche an die früher äussere und concave Fläche der Einstülpung verlagert werden (Fig. 352 *B* u. *C*). Ein Theil der letzteren wird bei diesem Vorgang zu der postretinalen Schicht. Diese Schicht muss nothwendiger Weise von dem Nerven durchsetzt werden, wie es (nach der Darstellung von Ray Lankester und Bourne No. 20) auch wirklich bei dem ausgebildeten Thier der Fall ist.

Man muss den Wunsch aussprechen, über die vorliegenden höchst auffallenden und bisher nicht recht erklärlichen Bildungsvorgänge der Mittelaugen des Scorpions noch genauere und eingehendere Darstellungen zu erhalten, als sie bisher gegeben werden konnten, obwohl schon einige recht anerkennenswerthe Versuche (so die von E. L. Mark und G. H. Parker) vorliegen, diese schwierigen Verhältnisse zu grösserer Klarheit zu bringen. Eine genauere Besprechung können dieselben erst weiter unten nach Behandlung der Entwicklung der Spinnenaugen erfahren (vgl. pag. 597).

Die Seitenaugen zeigen eine weit einfachere Entstehungsweise als die Mittelaugen. Zur Zeit der Bildung der Mittelaugen treten seitlich von diesen und etwas weiter nach hinten gelegen zwei längliche pigmentirte Hautstellen hervor, welche nun, wie das ebenfalls schon pigmentirte Mittelauge, als Augenanlagen zu erkennen sind. Die Hypodermis ist an den betreffenden Stellen stark verdickt, und man erkennt eine Anzahl (je nach der Zahl der Seitenaugen des betreffenden Scorpions bis zu fünf) Einsenkungen an dieser verdickten Region (Fig. 353 *A*, *II—V*). Aus

jeder dieser Gruben geht ein Auge hervor, und zwar verläuft die weitere Ausbildung in sehr einfacher Weise, entsprechend dem einfachen Bau der fertigen Seitenaugen (Parker). Die eingestülpte Stelle wird grösstentheils zur Retina. Wenn die Linse gebildet werden soll, strecken sich von der Seite her die mehr peripher gelegenen Zellen über den mittleren Theil (die Retina) hin und scheiden die Linse ab. Diese liegt nun über dem nur wenig eingesenkten mittleren Theil (Fig. 353 *B*). In diesem differenziren sich die Sehzellen von den zwischen gelegenen Pigmentzellen, und diese einschichtige Zellenlage geht über in die peripher gelagerten (lentigenen) Zellen, welche sich ihrerseits direct in die Hypodermis fortsetzen (Fig. 353 *B*). Diese continuirliche Zellenlage scheidet nach hinten zu eine cuticulare Basilarmembran aus, welche das Auge gegen die Umgebung abgrenzt. Der Nerv tritt mit dieser Hinterseite des Auges in Verbindung.

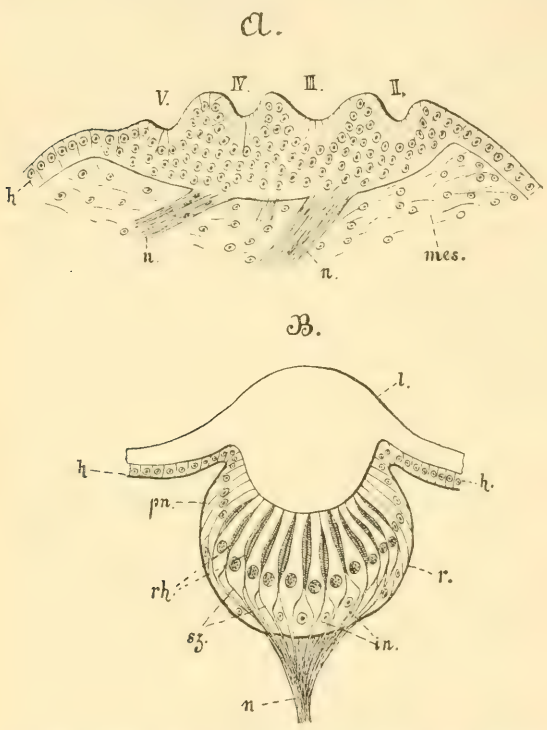


Fig. 353. *A* und *B* Schnitte durch ein früheres Entwicklungsstadium und einen späteren Entwicklungszustand der Seitenaugen des Scorpions (etwas schematisirt nach Parker und Laurie).

II—V die Einsenkungen der Augen, *h* Hypodermis, *in* interneurale Zellen, *l* Linse, *mes* Mesodermgewebe, *n* Sehnerv, *pn* perineurale Zellen, *r* Retina, *rh* Rhabdome, *sz* Sehzellen (Nervenendzellen).

Während die Mittelaugen des Scorpions durch einen ziemlich complicirten Einfaltungsprozess ihren Ursprung nehmen, sieht man die Seitenaugen in recht einfacher Weise aus blossen Einsenkungen der Hypodermis hervorgehen. Aus dem etwas einfachen Bau der Seitenaugen allein lässt sich diese Differenz nicht wohl erklären, sondern es müssen andere, bisher nicht genügend bekannt gewordene Umstände dabei in Frage kommen. Auffallend ist in dieser Beziehung das Uebergehen der Scheitelgruben in die ebenfalls grubenförmigen Anlagen der Mittelaugen.

Die Schilderung der Entstehung des Gehirns und der Augen ist im Vorstehenden so gegeben worden, wie sie sich uns aus den Angaben der Autoren auf diesem Gebiet darstellte; doch sind diese Angaben, zumal was die Bildung des Gehirns und die erste Anlage der Mittelaugen betrifft, grösstentheils recht ungenügend. Theilweise widersprechen sie sich direct oder sind in Folge der zum Theil mangelhaften textlichen und bildlichen Darstellung völlig unverständlich.

Wir müssen hier noch kurz auf die von Patten gegebene Darstellung von der Entstehung des Gehirns und der Augen eingehen, die wesentlich von derjenigen der anderen Autoren abweicht. Patten nimmt für die Scorpione eine dreifache Gliederung der Kopflappen an, wie er dieselbe früher schon für die Insecten beschrieben hatte (man vgl. unten die Bildung des Gehirns bei den Insecten). Danach zerfallen die Scheitellappen in drei Abschnitte, von denen jeder sich wieder in drei verschiedene Parthien theilt. (Fig. 354 *E* und *F*.) An jedem Abschnitt unterscheidet man die mittlere eigentliche Gehirnparthie; daran schliessen sich jederseits die Sehganglien

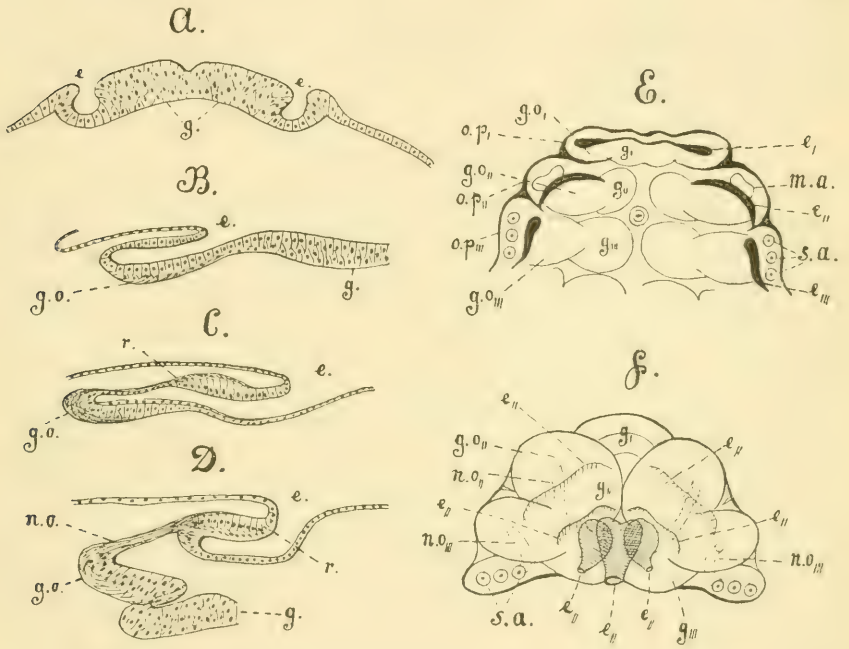


Fig. 354. *A* etwas schematisch nach Laurie, *B*—*F* nach Patten. *A* Querschnitt durch die Scheitellappen von Euscorpius italicus, die beiden Hirnaugengruben (*e*) zeigend. *B*—*D* Sagittalschnitte durch die Scheitellappen von Buthus carolinianus, die Bildung des Gehirns und der Mittelaugen zeigend. *E* und *F* Schemata der Scheitellappen vom Embryo desselben Scorpions in verschiedenen Stadien.

e Scheitelgrube, e_I—e_{III} dieselbe in den drei Segmenten der Scheitellappen, *g* Gehirnanlage, g_I—g_{III} dieselbe in den drei Segmenten, *g.o.* Ganglion opticum (go_I—go_{III} in den drei Segmenten), *m.a.* Mittelaugen, *n.o.* Nervus opticus (no_{II} und no_{III} im zweiten und dritten Segment), op_I—op_{III} „optic plate“ der drei Segmente, *r* Retina, *s.a.* Seitenaugen.

und an sie die Regionen an, welche die Augen zu liefern haben („optic plates“). Diese Regionen wiederholen sich also dreimal von vorn nach hinten. (Fig. 354 *E*.) Während die anderen Autoren nur die beiden halbkreisförmigen Einsenkungen der Scheitellappen kennen, beschreibt Patten drei Paare von Einsenkungen, eines an jedem Abschnitt. Das mittlere derselben dürfte mit den von den anderen Autoren gesehenen Hirnaugengruben identisch sein; seine Umbildung wurde bereits früher verfolgt (pag. 546 u. ff). Diese mittleren Gruben geben den Mittelaugen und gleichzeitig den optischen Ganglien den Ursprung, indem diese sich mit

ihnen einsenken (Fig. 354 *E*). So ist die Entstehung des Sehnerven leicht zu erklären (Fig. 354 *C* und *D*). Die Sehganglien stehen in Verbindung mit der unterdessen ebenfalls in's Innere verlegten Gehirnparthie (Fig. 354 *D*).

Am ersten Segment liegen keine Augen, wohl aber am dritten, welches die Seitenaugen trägt. Dieselben werden jedoch nicht eingestülpt. Wir können auf die weiteren Ausführungen Patten's hier nicht eingehen, da seine Resultate nicht genügend gestützt erscheinen und allzu fragmentarisch mitgetheilt werden. So ist es denn auch nicht möglich, über den Werth der Patten'schen Angaben, die, wie schon der Titel der Abhandlung (No. 27) zeigt, zu einem anderen Zweck gemacht wurden, ein sicheres Urtheil zu gewinnen; ja, vielfach ist es bei der Art seiner Darstellung völlig ausgeschlossen, eine auch nur halbwegs genügende Vorstellung der von ihm mitgetheilten Bildungsvorgänge zu gewinnen.

B. Die Lungensäcke.

Die Lungensäcke entstehen, wie schon oben (pag. 544) erwähnt, als Einsenkungen an der Hinterseite der Anhänge des dritten bis sechsten Abdominalsegmentes (Metschnikoff, Laurie, Fig. 350, pag. 545). Diese Einsenkungen sind anfangs flach, vertiefen sich dann, und erscheinen von ihrer sich verengernden Oeffnung aus nach vorn gerichtet. Die Oeffnung entspricht dem späteren Stigma des Lungensackes (Fig. 349 *C*, *st*). Die Säcke ragen in einen Spaltraum des Mesoderms hinein, welcher von Blutelementen erfüllt ist (Kowalevsky und Schulgin, Laurie).

Die Umbildung der Lungensäcke zu ihrem definitiven Bau geht erst im spätesten Embryonalstadium vor sich und wird dadurch eingeleitet, dass die nach Innen gekehrte Wand Einbuchtungen erfährt. Dadurch bilden sich einige Falten, welche immer tiefer in den Hohlraum des Sackes hinein (also nach hinten zu) wuchern. Ihnen folgen weitere Falten, und so kommt der lamelläre Bau des Lungensackes allmählich zu Stande (Laurie). Die Wand des embryonalen Lungensackes besteht aus einem Cylinderepithel, welches an der gegen den Hohlraum des Sackes gerichteten Fläche eine feine Cuticula absondert (Metschnikoff).

Ueber die Auffassung des geschilderten Entwicklungsmodus der Lungensäcke und ihre morphologischen Beziehungen soll bei Betrachtung der Respirationsorgane der Araneinen noch Einiges hinzugefügt werden (pag. 604 ff).

C. Der Darmcanal.

Die Ausbildung des Mitteldarmes verläuft in den einzelnen Abtheilungen des Körpers in etwas verschiedener Weise. Während das Entoderm in der ganzen Umgebung des Dotters eine einschichtige Lage von Zellen darstellt, bildet es da, wo das umgeschlagene Postabdomen zur Ausbildung kommt, eine compacte Zellenmasse (Fig. 355). Hier im Postabdomen erfährt der Mitteldarm zuerst seine völlige Ausbildung, indem sich aus dieser Zellenmasse ein Rohr gestaltet, welches entsprechend der geringen Dicke und Länge dieses Körperabschnittes nicht sehr umfangreich ist. Von hier aus setzt sich die Ausbildung des Darmes nach vorn fort und zwar in der Weise, dass sie dabei von der ventralen nach der dorsalen Fläche vorschreitet. Zwar war bereits früher der ganze Dotter vom Entoderm umwachsen, aber es scheint, dass sich dessen

Zellen in ähnlicher Weise verhalten, wie wir dies bereits früher von den Entodermzellen der Crustaceen kennen gelernt haben (pag. 332). Sie schwellen stark an und erhalten eine hoch cylindrische Gestalt, machen also noch nicht den Eindruck des definitiven Darmepithels, sondern sind mehr mit der Assimilation des Dotters beschäftigt. Von hinten nach vorn vorschreitend, sich zuerst auf die ventralen Parthien und von da gegen die Dorsalseite erstreckend, geht nunmehr die allmähliche Umwandlung des provisorischen Epithels in das definitive Darmepithel vor sich. Als Ausstülpungen desselben, vielleicht auch veranlasst durch das Eindringen von Falten des splanchnischen Mesodermblattes in die Dottermasse, wie es ähnlich bei den Spinnen beobachtet wird (vgl. pag. 610), bilden sich die Leberblindschläuche, welche zuerst noch reichliche Dottermassen enthalten. Es hat den Anschein, als ob den Leberschläuchen eine segmentale Anordnung zukäme. Durch weitere Ausbreitung und Verzweigung erreicht die Leber ihre definitive Form.

Die hier geschilderte Bildungsweise des Mitteldarmes dürfte die grösste Wahrscheinlichkeit für sich haben, da sowohl Laurie, wie auch Kowalevsky und Schulgin von einer ziemlich frühzeitig erfolgenden vollständigen Umwachsung des Dotters durch das Entoderm sprechen. Doch ist es uns nicht gelungen, aus den vorliegenden Darstellungen zu völliger Klarheit über diesen Punkt zu gelangen. Dieselben könnten vielleicht auch so verstanden werden, dass die Umwachsung des Dotters durch das Entoderm nur an einigen Theilen eine völlige ist, z. B. vorn, wo sich der Keimstreifen um den Eipol herumlegt, und zumal hinten, und dass dann erst von hinten aus (ventrodorsal fortschreitend) die Umwachsung des Dotters durch das Entoderm erfolgt, welches letztere dann in kürzerer Zeit zum definitiven Darmepithel ausgebildet würde. Eine derartige Entstehungsweise des Darmes würde sich den Verhältnissen bei den Spinnen mehr nähern, bei welchen das Mitteldarmepithel die vom Mesoderm direct begrenzte Dottermasse umwächst (vgl. pag. 610). Wir vermochten jedoch eine solche Anschauung aus den vorliegenden Angaben nicht zu gewinnen, und es würden sich auch dann noch erhebliche Differenzen gegen das Verhalten der Spinnen ergeben, da bei diesen die erste Anlage des Mitteldarmes aus einer Ansammlung von Dotterzellen gebildet werden soll (Fig. 383, pag. 609).

Als Ausstülpungen des Mitteldarms entstehen im letzten Segment des Präabdomens nach Laurie die beiden langen schlauchförmigen Darmanhänge, welche man bisher als Malpighi'sche Gefässe bezeichnete und damit den gleichnamigen Gebilden der Insecten und Myriopoden für homolog erachtete. Sie bilden sich in Form zweier Ausstülpungen verhältnissmässig weit vorn am Mitteldarm zu einer Zeit, da die Enddarmeinstülpung noch nicht angelegt ist. Wenn diese auftritt, sieht man die Malpighi'schen Gefässe im Präabdomen vom Darm abgehen: es liegt also eine weite Strecke zwischen ihrer Ursprungsstelle und dem Enddarm. Bei den Spinnen verhält sich dies anders, denn bei ihnen entspringen die sog. Malpighi'schen Gefässe dicht an der Verbindungsstelle von Mittel- und Enddarm. Auch bei den Scorpionen hat man den ansehnlichen, hinter der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe gelegenen Darmabschnitt für den Enddarm, d. h. für ectodermal gehalten. Wenn sich Laurie's Beobachtung als richtig erweist, müsste dieser Abschnitt oder doch ein grosser Theil desselben entodermaler Natur sein, und der eigentliche Enddarm würde sich dann wohl auch

beim ausgebildeten Thiere als sehr kurz erweisen, es wäre denn, dass eine bedeutende Verlagerung der „MALPIGHI'schen Gefässe" stattgefunden hätte.

Obwohl KOWALEVSKY und SCHULGIN nicht von der Entstehung der MALPIGHI'schen Gefässe sprechen, stimmen ihre Angaben über die Bildungsweise des Mittel- und Enddarmes doch mit der Auffassung LAURIE's überein. Nach ihnen wächst die röhrenförmige hintere Parthie des Mitteldarmes durch das ganze Postabdomen bis zum vorletzten Segment, um sich hier mit der Aftergrube zu vereinigen. Ohne Kenntniss dieser Angabe könnte man geneigt sein, an eine Verwechslung des im Postabdomen gelegenen Darmabschnittes mit einem Entodermtheil zu denken, und annehmen, dass das Proctodäum sich sehr weit nach vorn erstrecke, zumal es auch bei den Spinnen recht umfangreich wird. Doch scheint eine solche Annahme nach den Darstellungen von LAURIE und KOWALEVSKY-SCHULGIN ausgeschlossen. Wir müssen daher die sogenannten Malpighi'schen Gefässe der Scorpione für entodermal halten, obwohl wir als wünschenswerth hervorheben möchten, dass über diesen wichtigen Punkt noch genauere Untersuchungen angestellt würden. Die Malpighi'schen Gefässe der Myriopoden und Insecten entstammen zweifellos dem Ectoderm, d. h. sie sind Anhänge des Enddarms; bei einigen Crustaceen (z. B. den Amphipoden) finden sich dagegen schlauchförmige Anhänge am hinteren Theile des Mitteldarmes, welchen wahrscheinliche excretorische Function zukommt, und die ebenfalls eine ähnliche Structur besitzen wie die Malpighi'schen Gefässe.

Der Vorderdarm entsteht als Einstülpung zwischen den Scheitellappen (Fig. 348 u. 355 *B*): die Enddarmeinstülpung, welche nach LAURIE erst in sehr spätem Stadium auftritt, scheint gegen das vorletzte Segment verschoben zu sein, welches Verhalten der Lagerung des Afters entspricht, wie man sie auch beim ausgebildeten Thier beobachten kann. Beide ectodermale Gebilde, Stomodäum und Proctodäum, treten erst in später Zeit mit dem Mitteldarm in Verbindung, wie überhaupt die Ausbildung des Darmes erst so spät vor sich geht, dass beim geburtsreifen Embryo im vorderen Theil des Mitteldarmes die Zellen noch nicht ihre regelmässige epitheliale Anordnung erhalten haben, sondern sich zum Theil zwischen die Dottermasse hineinschieben. Die Begrenzung der Zellen nach Innen ist keine distincte, und ein Darmlumen ist hier noch nicht vorhanden. Bei dieser mangelhaften Ausbildung des Darmes und dem Vorhandensein einer Menge von Dottersubstanz im Darm ist es höchst wahrscheinlich, dass der junge Scorpion erst längere Zeit nach der Geburt Nahrung aufnimmt. Bekanntlich übt das Mutterthier auch nach der Geburt noch eine Brutpflege aus, indem es die Jungen einige Zeit auf dem Rücken mit sich herumträgt.

Die mesodermalen Bildungen.

Bezüglich der Entstehung der mesodermalen Gebilde ist unsere Kenntniss eine sehr geringe. Das, was über die Differenzirung der Mesodermstreifen bekannt geworden ist, lässt dieselbe als sehr ursprünglich erscheinen. Die beiden Mesodermstreifen gliedern sich in eine der Segmentirung des Körpers entsprechende Zahl von Abschnitten, deren Ausbildung von vorn nach hinten erfolgt (Fig. 355 *h* u. *mes*). Im

Postabdomen werden die Ursegmente zuletzt ausgebildet. Auch dem (primären) Kopfabschnitt kommt ein wohlausgebildetes Paar von Ursegmenten zu (Fig. 355 *A*). Zuerst liegen die Ursegmente eine Strecke entfernt von der ventralen Mittellinie (Fig. 345 *B*, pag. 539), dehnen sich aber später gegen diese hin aus. Vor Allem kommt jedoch ihre Erweiterung gegen die Dorsalfläche zu in Betracht. Während dieselbe in den vorderen Segmenten zunächst weniger bedeutend ist, fällt sie dagegen im Abdomen auf, wo die Ursegmente schon bald über den Bereich des Keimstreifens hinaus und gegen die Dorsalseite hin wachsen. Im hinteren Theil der Fig. 349 *B*, pag. 544, sieht man die Ursegmente (nur

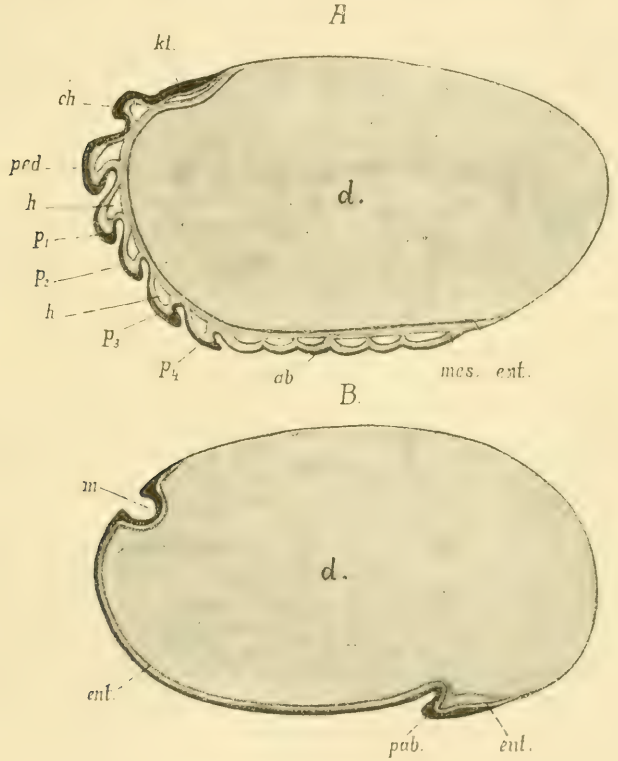


Fig. 355. *A* und *B* sagittale Längsschnitte durch den Embryo von Euscorpius italicus (nach Laurie), um die dorsale Krümmung des Embryos zu zeigen. *A* ist neben der Mittellinie, *B* in deren Ebene geführt.

ab Abdomen, *ch* Cheliceren, *d* Dotter, *ent* Entoderm, *h* Höhle der Ursegmente, *kl* Kopflappen, *m* Mund (Stomodäum), *mes* Mesoderm, p_1—p_4 erstes bis viertes Beinpaar, *pab* Postabdomen, *ped* Pedipalpen.

etwas zu scharf) hervortreten. Indem auch die vorderen Ursegmente denselben Process durchmachen, breitet sich das ganze Mesoderm, zwischen Ectoderm und Entoderm vordringend, gegen den Rücken hin aus. Die äussere Wand der Ursegmente (das somatische Blatt) scheint dabei dicker, aus mehreren Zellschichten zusammengesetzt, während die innere Wand (das splanchnische Blatt) nur aus einer Zellenlage besteht. Ganz beson-

ders dünnwandig und mit verhältnissmässig geringer Höhlung versehen ist das Ursegmentpaar des Kopfabschnittes (Laurie).

Die Ausbreitung des Mesoderms nach dem Rücken hin ist nicht allein durch die Erweiterung der Ursegmente bedingt, d. h. die Ausbreitung setzt sich in der Weise fort, dass die Umschlagsstelle (des somatischen in das splanchnische Blatt) als einfache Zellenschicht weiter wächst (Kowalevsky und Schulgin). Erst später soll in diesem, mehr dorsal gelegenen Theil des Mesoderms die Spaltung eintreten und ist dann in jedem Segment ein Paar weiter Segmenthöhlen gebildet, deren Wände sich nunmehr in der ventralen und dorsalen Mittellinie berühren (Laurie). Wie man sieht, herrschen in Bezug auf die Differenzirung des Mesoderms bei den Scorpionen sehr ursprüngliche Verhältnisse, welche stark an diejenigen der Anneliden erinnern. Ein entsprechendes Verhalten werden wir auch bei den Araneinen antreffen. Ehe noch die Ausbildung der Ursegmente so weit fortgeschritten ist, soll bereits das Herz angelegt werden.

D. Blutgefässsystem und Leibeshöhle.

Die Bildung des Herzens geht (nach der Darstellung von Kowalevsky und Schulgin) von den beiden Blättern aus, welche oben als Fortsetzungen der Umschlagsstelle des somatischen und splanchnischen Blattes charakterisirt wurden. Diese rücken gegen die dorsale Mittellinie vor, wo sie sich vereinigen. Gleichzeitig scheinen sie sich dort in der Weise einzubiegen, dass sie ein gegen das Entoderm hin offenes Halbrohr bilden, welches sich in der ganzen Länge des Embryos vom Kopf bis zum Schwanz ausdehnt. Wenn sich das Halbrohr an seiner unteren offenen Seite zusammenschliesst, ist die Bildung des Rückengefässes der Hauptsache nach vollendet. Die vordere, im Cephalothorax gelegene Parthie und der hinterste Theil liefern wohl die vordere und hintere Aorta.

Im Herzrohr liegen viele isolirte Zellen, welche sich bereits vor der Ausbreitung der Ursegmente gegen den Rücken hin von ihnen losgelöst hatten und sich in der dorsalen Mittellinie zu einem Strang vereinigten. Um diesen Strang herum erfolgte jene Biegung der Mesodermblätter, so dass die isolirten Zellen in's Innere des Rohres zu liegen kamen (Kowalevsky und Schulgin). Diese Zellen liefern die Blutkörperchen. Ein ganz ähnliches Verhalten wurde bei der Herzbildung der Araneinen beobachtet und kann erst dort durch Abbildungen besser erläutert werden. (Fig. 387—389, pag. 614 ff.)

Die Darstellungen, welche von Kowalevsky-Schulgin und Laurie von der Entstehung des Herzens gegeben werden, lassen sich nicht völlig auf einander beziehen. Die Angaben der erstgenannten Autoren lauten so bestimmt, dass wir uns genöthigt sahen, ihnen zu folgen; doch scheinen anderseits die von Laurie gemachten Beobachtungen mehr mit dem Verhalten der Spinnen übereinzustimmen. Freilich ist es unmöglich, aus den vorliegenden Angaben überhaupt eine klare Anschauung dieser Verhältnisse zu gewinnen. Nach Laurie scheint es, als wäre im dorsalen Theil des Mesoderms die Spaltung schon eingetreten, wenn die Bildung des Herzens beginnt, und dann würde die Bildung des Herzens in ähnlicher Weise vor sich gehen, wie bei den Spinnen. Man ist ausserdem geneigt, die Verhältnisse so aufzufassen, wie bei den Anneliden und an eine Abspaltung von Mesodermzellen zur Bildung des Rückenrohres zu denken; doch wird das Zustandekommen des Herzens bei den Spinnen etwas anders aufgefasst (pag. 614 ff.).

Kowalevsky und Schulgin unterscheiden am Herzen ein Endothel und eine Muskelschicht, die beide vom Mesoderm her entstehen. Während der Differenzirung dieser Schichten treten die Spalten im Herzrohr auf. Die Flügelmuskeln bilden sich aus dem Mesoderm, und um das fertige Herz tritt eine Schicht von Mesodermzellen auf, welche eine continuirliche Hülle um dasselbe bildet, das Pericardium.

Die Leibeshöhle des Scorpions zeigt bis zur Bildung des Herzens ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie schon bei den Anneliden kennen lernten. Sie besteht zuerst aus einzelnen Abtheilungen, welche von den Ursegmenten gebildet werden. Die Scheidewände des letzteren (die Dissepimente) werden zwar durchbrochen, aber die Höhlungen selbst bleiben zunächst noch erhalten und werden vom Cölomepithel ausgekleidet, entsprechen also einem echten Cölom. Zur Zeit, wo sich Ausbuchtungen des splanchnischen Blattes bereits zwischen die Lappen der Leber hinein erstrecken, ist dies nach Laurie noch immer der Fall. Diese Spalten erfüllen sich sodann mit Zellen, die wohl von der Wand der Ursegmente abstammen. Die Continuität derselben wird dadurch unterbrochen. Ihr somatisches Blatt erfährt eine weitere Differenzirung, indem sich aus ihm die Körpermuskulatur bildet. Die Verhältnisse der Leibeshöhle sollen bei Betrachtung der Spinnenentwicklung noch besprochen werden, da sie von diesen Formen etwas genauer bekannt geworden sind.

E. Die Coxaldrüsen.

Bei den Scorpionen findet sich im Cephalothorax jederseits eine umfangreiche, aus einem vielfach gewundenen Schlauch bestehende Drüse, welche im Jugendzustand an der Basis der dritten Gangbeine nach Aussen mündet (Fig. 356 *A*). Das jüngste Stadium dieser Drüse wird von Laurie als ein einfaches, gerade gestrecktes Rohr beschrieben, welches von seiner Ausmündung an der Basis der dritten Gangbeine im somatischen Blatt des Mesoderms nach vorn verläuft und mit einem offenen Trichter in das Cölom mündet. Später macht das Rohr mehrfache Windungen und knäuelt sich zuletzt zu der Drüsenmasse, welche es im ausgebildeten Zustand darstellt. Die äussere Mündung konnte noch beim geburtsreifen Thier constatirt werden. Sie wurde auch von Kowalevsky und Schulgin gesehen, welche die Drüse in dem jüngeren Stadium, in dem sie erst wenige Windungen macht, sowie im späteren, stark gewundenen Zustande beobachteten.

Bei dem Bau und der Lage, welche das jüngste beobachtete Stadium der Coxaldrüsen besitzt, ist es höchst wahrscheinlich, dass sie vom somatischen Mesoderm gebildet werden. Man spricht sie als Nephridien an, und auch diese Auffassung hat grosse Wahrscheinlichkeit für sich. Bei den ursprünglichen Verhältnissen, welche das Cölom der Scorpione darbietet, müsste erwartet werden, dass die Nephridien mit offenem Trichter in die weite Cölomhöhle münden, und so scheint es sich auch thatsächlich eine Zeit lang zu verhalten. Die weitere Ausbildung der inneren Drüsenendigung dürfte wesentlich von den Veränderungen abhängen, welche die Leibeshöhle erleidet; doch ist gerade dieser Punkt in ziemliches Dunkel gehüllt. Ob wie bei Peripatus und den Crustaceen eine Abkapselung eines Theils der Leibeshöhle zur Bildung des Drüsenendsäckchens erfolgt, oder ob die Mündung des Trichters in eine weite secundäre Leibeshöhle längere Zeit erhalten bleibt, darüber dürften

mit Sicherheit erst eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Auskunft geben. Dem neuesten Beobachter dieser Verhältnisse, STURANY (No. 14) ist es nicht gelungen, eine Oeffnung der Coxaldrüse in die Leibeshöhle bei den Arachniden nachzuweisen, und er glaubt eher an das Vorhandensein eines geschlossenen Endsäckchens, wie es die Crustaceen besitzen; doch muss auch hierfür ein stricter Nachweis noch gefordert werden.

F. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane sind noch wenig auf ihre Entwicklung untersucht worden. Von LAURIE wurden sie erst in einem späten Entwicklungsstadium, kurz vor der Geburt des Embryos, im ersten Abdominalsegment als röhrenförmige, nach Innen sich erweiternde Gebilde aufgefunden (Fig. 356 *B*). Von KOWALEVSKY und SCHULGIN, welche sie ebenfalls bemerkten, werden sie (jedoch nicht mit Sicherheit) auf das splanchnische Blatt des Mesoderms zurückgeführt. Aus LAURIE's Darstellung (Fig. 356 *B*) könnte man eher entnehmen, dass sie aus dem somatischen Batt hervorgehen, wie die Coxaldrüsen des Scorpions und die Nephridien der Anneliden (Fig. 137, pag. 197). Die Natur der Ausführungskanäle als Nephridien scheint dadurch erhärtet zu werden, dass sie sich in Form eines Trichters mit weiter Mündung in die Leibeshöhle öffnen (KOWALEVSKY und SCHULGIN). Das nach Aussen gerichtete Ende der Canäle bleibt lange Zeit blind geschlossen, ein Verhalten, welches wir nicht, wie LAURIE, als gegen den Nephridialcharakter der Ausführungsgänge sprechend betrachten können, da sich ja die Nephridien der Anneliden auf ganz ähnliche Weise entwickeln.

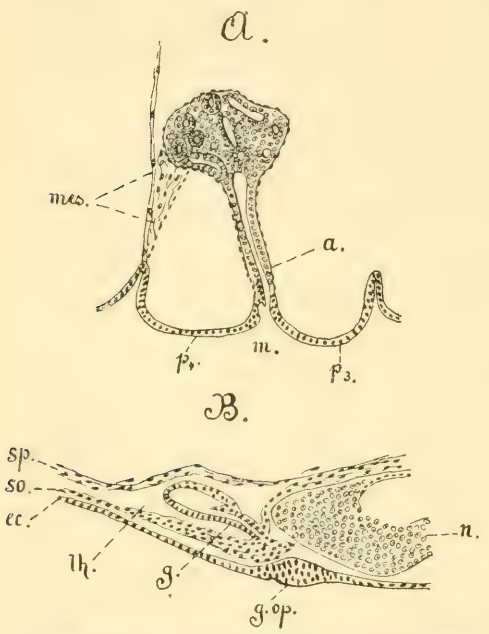


Fig. 356. *A* und *B* Theile von Schnitten durch den soeben ausgeschlüpften Scorpion (*A*) und einen älteren Embryo (*B*), um die Coxaldrüse und die Bildung der Genitalorgane zu zeigen. Euscorpius italicus (nach LAURIE).

a Ausführungsgang der Coxaldrüse, *ec* Ectoderm, *g* Ausführungsgang der Genitalorgane, *g.op* Genitaloperculum, *lh* Leibeshöhle, *m* Mündung der Coxaldrüse, *mes* Mesoderm, *n* Bauchmark, p_3, p_4 Basis des dritten und vierten Beines, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Aus LAURIE's Darstellung möchten wir entnehmen, dass sich die mesodermalen Ausführungsgänge an den Stellen, wo in Form einer verdickten Ectodermparthie die Reste des ersten Abdominalbeinpaares liegen (Fig. 356 *B*, *g.op*) sich direct mit dem Ectoderm verbinden, ähnlich wie es nach BERGH bei der Entstehung der Nephridien bei den Anneliden der Fall ist; doch sprechen KOWALEVSKY und SCHULGIN von einer Ectodermeinstülpung, gegen welche

der mesodermale Ausführungsgang hinwächst, um sich mit ihr zu verbinden. Diese Einstülpung scheint, soweit man dies aus der kurzen Darstellung zu ersehen vermag, nur wenig umfangreich zu sein, und es scheint recht wohl möglich, dass an der verdickten Stelle, welche die Gegend der Abdominalextremität bezeichnet, eine solche Ectodermeinstülpung auftritt. Ist doch auch für die Nephridien und die Geschlechtsausführungsgänge der Anneliden eine ectodermale Endparthie der Canäle verschiedentlich angenommen worden. Höchst wahrscheinlich rührt aber der kurze unpaare Theil von einer Einsenkung des Ectoderms her. Bei den Pedipalpen ist dieser unpaare Abschnitt weit umfangreicher und wird zu einer weiten Höhle (No. 31).

Die Geschlechtsdrüsen lassen Kowalevsky und Schulgin als Zellenpolster entstehen, welche sich „dem inneren Rohr auflegen". Man muss dies wohl so auffassen, dass ein Theil des Peritoneums (d. h. ein Abschnitt der secundären Leibeshöhle) in die Bildung der Genitalorgane einbezogen wird; doch sind darüber, wie überhaupt bezüglich der Differenzirung der mesodermalen Gebilde noch genauere Nachrichten abzuwarten.

II. Pedipalpen.

Ueber die Entwicklung von Phrynus sind durch Bruce einige wenige Angaben gemacht worden, wonach die Embryonen wie die der Scorpione eine Embryonalhülle besitzen. Ueberhaupt ist wohl anzunehmen, dass die Entwicklung der Pedipalpen ähnlich wie diejenige der Scorpione verläuft. Als besonders bemerkenswerth hebt Bruce die Existenz eines Sinnesorganes an der Basis der zweiten Gangbeine hervor, welches aus säulenförmigen, nach Aussen fadenförmig verlängerten Zellen besteht.

Die Pedipalpen schliessen sich sehr nahe an die Scorpione an, und wie diese zeigen sie vielfache Anklänge an die Organisationsverhältnisse des Limulus (Ray Lankester, Bruce). Leider sind unsere Kenntnisse von der Entwicklung der Pedipalpen bisher völlig ungenügende. Ebenso steht es mit der von Grassi (in der Ebene von Catania unter Steinen) aufgefundenen Form, Koenenia mirabilis, welche mit den Pedipalpen (besonders Telyphonus) grosse Aehnlichkeit besitzt, von Grassi aber zu einer besonderen Ordnung, Microtelyphonidae, erhoben wird. Diese Form soll besonderer Respirationsorgane entbehren, und Grassi sieht daher in ihr eine Mittelform zwischen den Gigantostraken und den Arachnoiden, welche „bereits die Kiemen verloren und die Athmungsorgane des Luftlebens" noch nicht erworben hat! Derart dürfen wir uns den Uebergang wohl kaum vorstellen, und wir möchten das Fehlen der Respirationsorgane, falls es wirklich statthat, eher als eine Rückbildungserscheinung betrachten, wie sie in ähnlicher Weise auch bei anderen luftlebenden Arthropoden auftritt, wenn deren Körper sich gegenüber den grösseren verwandten Formen durch besondere Kleinheit auszeichnet, so z. B. unter den Arachnoiden bei einigen Milben, unter den Myriopoden bei Pauropus.

III. Pseudoscorpione.

Das Wenige, was bisher über die Entwicklung der Pseudoscorpione bekannt geworden ist, erscheint nicht genügend sichergestellt, so dass ein abschliessendes Urtheil über die merkwürdigen Entwicklungsverhältnisse dieser

Formen nicht zu gewinnen ist. Die Befunde Metschnikoff's über die Entwicklung des Chelifer bis zur Blastodermbildung werden zwar von Stecker an Chthonius bestätigt, doch vermag die Darstellung des letzteren Autors kein rechtes Vertrauen zu erwecken. Eine neuere Mittheilung von J. Barrois[1]) über die Entwicklung von Chelifer ist zu kurz gehalten, als dass daraus Genaueres zu ersehen wäre.

Die Eier von Chelifer und Chthonius sind kugelrund und von dicht aneinander gelagerten Dotterkügelchen erfüllt. Sie werden von einer Dotterhaut und einer weiteren, wahrscheinlich vom Eileiter abge-

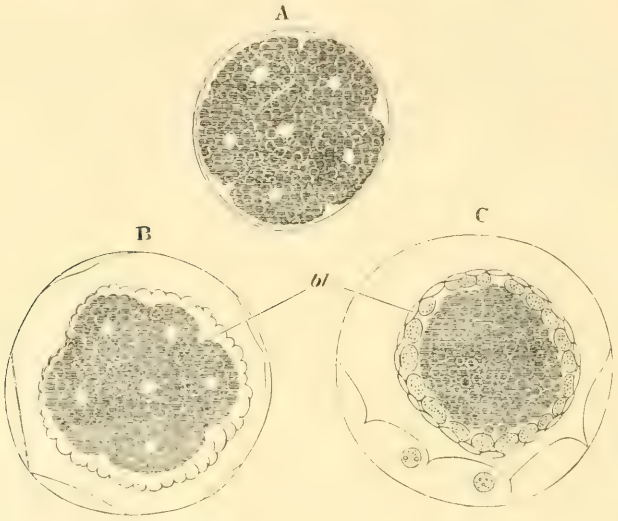


Fig. 357. *A—C* Embryonen von Chelifer in den Eihüllen (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

A Furchungsstadium, *B* Stadium, auf welchem das Blastoderm (*bl*) von der inneren Dottermasse geschieden ist, *C* Spaltung des Blastoderms in zwei Lagen. Im Innern die Dottermasse. Auftreten der zellenähnlichen Eiweissgebilde zwischen Blastoderm und Eihaut.

schiedenen Hülle umgeben. Die so gestalteten Eier werden vom Mutterthiere an der Ventralfläche des Abdomens getragen und machen hier ihre Entwicklung durch. Die Furchung ist Anfangs eine totale. Das Ei zerfällt in zwei, vier und acht Blastomeren (Fig. 357 *A*). In dem letzteren Stadium, d. h. wenn das Ei in acht Kugeln getheilt ist, sollen an der Peripherie protoplasmatische Zellen auftreten. Die Zahl derselben vermehrt sich bald reichlich, und sie bilden rings um das Ei eine Lage heller Zellen (Fig. 357 *B*), welche man als Blastoderm ansprechen muss. Gleichzeitig lassen sich aber im Innern die wenigen grossen Dottersegmente mit ihren Kernen noch deutlich erkennen.

Man muss den ganzen Vorgang wohl so erklären, dass die wenigen Kerne, welche den Dotter in Segmente zu zerfällen vermochten, durch

[1]) Eine ausführliche Arbeit von Barrois über diesen Gegenstand ist uns nicht bekannt worden; desgl. scheint auch der vorläufigen Mittheilung von Stecker keine ausführliche Arbeit gefolgt zu sein.

Theilung Kerne an die Peripherie absenden, und dass die im Innern zurückbleibenden Kerne den Dotterkernen anderer Arthropodeneier entsprechen. Eine Abweichung ist dadurch gegeben, dass der Dotter selbst gefurcht bleibt.

Während die Segmentirung des Dotters allmählich schwindet, spaltet sich nach Metschnikoff's Angabe die äussere Zellenschicht in eine äussere und eine innere Lage (Fig. 357 *C*). Zu dieser Zeit und schon früher treten zwischen Blastoderm und Eihaut Concretionen auf, welche kernartige Gebilde enthalten und dadurch wie Zellen erscheinen (Fig. 357 *C*). Metschnikoff dachte dabei an eine Embryonalhülle, konnte sich jedoch nicht von dem wirklichen Vorhandensein einer solchen überzeugen, sondern scheint diese Gebilde, ebenso wie nach ihm Stecker, für niedergeschlagene Eiweissmassen zu halten. Sie erinnern an die bei den Milben unter der cuticularen Hülle sich vorfindenden Zellen (Claparède's Hämamöben, vgl. pag. 625 Fig. 395).

Fig. 358. *A* und *B* Larven von Chelifer, *C* deren provisorischer Rüssel (nach Metschnikoff). *A* von der Ventralfläche, *B* und *C* von der Seite gesehen.

ab Abdomen, *d* Dotter, *g* Gehirn, *p* die vier Beinpaare, *pd* Pedipalpen, *r* Rüssel (provisorisches Larvenorgan); in *C* von einem älteren Stadium als das der Fig. *B*.

Die Weiterentwicklung des Embryos ist dadurch charakterisirt, dass sich durch Anhäufung einer grösseren Menge von Zellen der unteren Schicht das spätere Vorderende zu erkennen giebt. In dessen Nähe erscheint ein paariger dicker Wulst, aus dem bald ein grösserer Stummel jederseits hervorgeht (Fig. 358 *A*). Dies sind die Anlagen der Pedipalpen, die also auch hier wie bei den Scorpionen am frühesten gebildet werden. Diese Gliedmaassen lassen noch ein höchst primitives Verhalten erkennen, indem sich die innere Dottermasse weit in sie hinein erstreckt (Fig. 358 *A* u. *B*). Vor ihnen wölbt sich nach vorn und gegen die Ventralfläche ein wulstiges Gebilde hervor, welches schon in diesem frühen Stadium durch den Besitz einer starken Muskulatur ausgezeichnet ist und in Folge dessen ein streifiges Aussehen zeigt (Fig. 358 *A* u. *B*, *r*, 359 *A*). Es ist dies die Anlage eines provisorischen Organs, eine Art von Saugrüssel (Fig. 358 *C*), welcher zum Anheften und zur Aufnahme von Nahrung dient. Schon in diesem Stadium durchbricht der Embryo die Eihüllen, nachdem er sich kurz vorher gehäutet hat. Eine feine Cuticula, welche zwischen der Basis der beiden Extremitäten eine eigenthümlich modificirte Stelle zeigt, löst sich vom Embryo ab. Die ausgeschlüpfte Larve, deren jüngstes Stadium Fig. 358 *A* darstellt, zeigt den

muskulösen Rüssel, die Stummel der Pedipalpen und die etwas nach vorn umgeschlagene Anlage des Abdomens. Der Rüssel, von den Autoren als eine modificirte Oberlippe angesehen, scheint schon eine saugende Wirkung ausüben zu können, denn die Larve setzt sich mit seiner Hülfe an der Bauchfläche der Mutter fest. Der Rüssel verlängert sich später bedeutend und legt sich an die Bauchfläche der Larve zwischen die Extremitäten (Fig. 358 *B*). Er scheint einen röhrenförmigen Bau zu besitzen (Fig. 358 *C*), denn Barrois spricht von einer provisorischen Mundöffnung, in welche der Rüssel übergeht. Dieselbe würde zwischen den Pedipalpen liegen. Nach Barrois sollen auch Chitingebilde im Rüssel

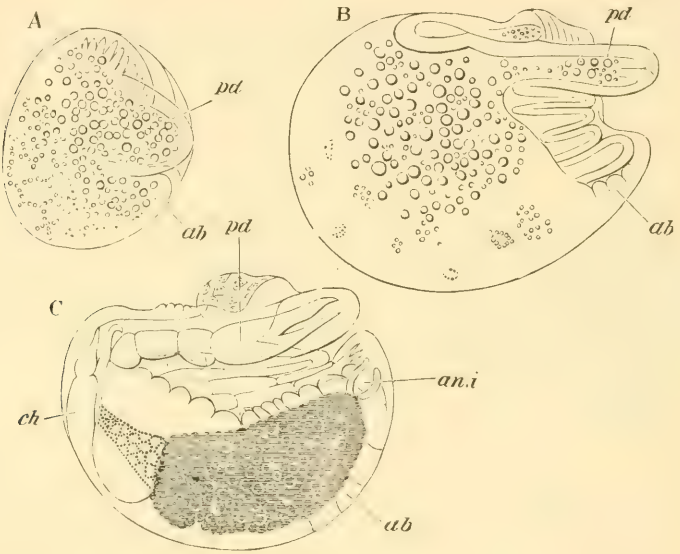


Fig. 359. *A—C* Embryo und Larven von Chelifer (nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch).

A Embryo in der Eihaut, *B* und *C* Larven, von der Bauchfläche des Mutterthieres genommen.

ab Abdomen mit den provisorischen Anhängen, *an.i* Aftereinstülpung, *ch* Cheliceren, *pd* Pedipalpen; zwischen den beiden letzteren (*ch* und *pd*) erkennt man in *C* die Oberlippe. Ueber den Pedipalpen sieht man in *A* die Anlage, in *B* die Basis, in *C* den Rest des Rüssels. In *B* ist dorsal von dem Rüssel die Anlage des oberen Schlundganglions zu erkennen. Auf die Pedipalpen folgen nach hinten die vier Beinpaare und in *B* die rudimentären Abdominalanhänge. *C* stellt die Larve im Stadium der Häutung dar. Die Larvenhaut ist zum Theil abgehoben (besonders an der Ventralseite); an ihr sitzt der Rest des Rüssels fest.

vorhanden sein. Ueber eine äussere Oeffnung des Rüssels finden wir keine Angaben; Metschnikoff konnte eine solche nicht bemerken, obwohl auch er annimmt, dass sich die Larve von den Blutsäften der Mutter mit ernährt. Sie schwillt nämlich schon bald, nachdem sie sich am mütterlichen Körper befestigte, erheblich an (man vgl. Fig. 359 *A* u. *B*) und erfüllt sich mit einer hellen Flüssigkeit. Sollte letztere von Aussen herrühren, so müsste man wohl als sicher annehmen, dass in der Umgebung der inneren Dottermasse bereits ein Darmepithel zur Ausbildung ge-

kommen ist, obwohl die Autoren von einer solchen Differenzirung nichts erkennen konnten und den Bau der Larve als einen höchst primitiven schildern.

Zwischen den jüngsten Larven (Fig. 358 *A*) und den späteren Stadien (Fig. 358 u. 359 *B*) tritt ein Unterschied in der äusseren Gestalt besonders durch die in Folge der Schwellung eingetretene Auftreibung der dorsalen Körperregion hervor. Fernerhin sind aber Veränderungen insofern aufgetreten, als hinter den Pedipalpen zunächst die Anlage des ersten Beinpaares hervorsprosste und darauf die anderen drei folgten (Fig. 359 *B*). Auch an dem nach vorn umgeschlagenen Abdomen treten vier Paar rudimentärer Extremitäten auf (Fig. 359 *B*), welche bald wieder zur völligen Rückbildung gelangen. Darin stimmen also die Pseudoscorpione mit anderen Arachnoiden überein. Das vorderste Gliedmaassenpaar fehlt noch; dagegen findet sich dorsal über der Basis des Rüssels eine paarige Verdickung, die allem Anschein nach aus einer Einstülpung hervorging, die Anlage des oberen Schlundganglions (Fig. 358 *B*, *g*). Man wird hierdurch an die Scheitelgruben der Scorpione und Spinnen erinnert (pag. 546 u. 583).

Die Larve geht der definitiven Form des ausgebildeten Thieres immer mehr entgegen, indem sowohl an den Extremitäten, wie auch am Körper selbst die Gliederung auftritt. Letzteres gilt für das Abdomen, da der Cephalothorax ungegliedert bleibt. Vor den Pedipalpen sind inzwischen auch die Cheliceren hervorgesprosst. Zwischen ihnen entsteht die definitive Oberlippe, ziemlich weit entfernt und völlig unabhängig von dem Larvenrüssel (Fig. 359 *C*). Der Rüssel bildet sich zurück, und sein letzter Rest wird entfernt, wenn die Larve ungefähr auf dem in Fig. 359 *C* abgebildeten Stadium eine Häutung durchmacht. Man findet ihn dann noch durch einen zarten Faden mit einer Stelle hinter dem definitiven Munde verbunden, bis er mit der Larvenhaut abgeworfen wird (Barrois). Noch immer bemerkt man eine reiche Dottermasse im Innern des Körpers. Sie ist im Mitteldarm eingeschlossen, welcher sich durch den ectodermalen Enddarm am Hinterende des Körpers nach Aussen öffnet (Fig. 359 *C an.*). Durch eine Ectodermeinstülpung wird höchstwahrscheinlich auch der Vorderdarm gebildet (Metschnikoff).

Allgemeines. Die Entwicklung der Pseudoscorpione ist dadurch merkwürdig, dass dieselben auf einem sehr einfach gebauten und weit früheren Stadium als andere Arachnoiden die Eihüllen verlassen, und dass die Larven bei ihrem halb parasitischen Leben am Körper des Mutterthieres ein provisorisches Saugorgan entwickeln, welches Anfangs vor den ersten Gliedmaassen gelegen ist, später (in Folge von Wachsthumsvorgängen) mehr nach hinten an die Ventralfläche verlagert wird (Fig. 358 u. 359), einem Extremitätenpaar aber nicht verglichen werden kann. Ueberhaupt ist, soviel darüber bis jetzt bekannt wurde, für diesen Rüssel ein Homologon im Bereich der Arthropoden nicht zu finden, weshalb er vorläufig als ein bei der eigenthümlichen Entwicklungsweise der Pseudoscorpione erworbenes Organ angesehen werden muss.

Auffällig erscheint die grosse Verschiedenheit in der Entwicklung der Pseudoscorpione von derjenigen der echten Scorpione, mit denen man dieselben am ehesten zusammenbringen möchte. Die Furchung, Blastodermbildung und die erste Anlage des Embryos lassen sich bei beiden Gruppen kaum in Vergleich setzen. Freilich differiren beide auch in wichtigen

Punkten ihrer Organisation. Das Fehlen des schwanzartigen Postabdomens, das Schwinden der abdominalen Ganglien (nach Croneberg), die Lagerung der Geschlechtsöffnungen (am zweiten Abdominalsegment) und nicht am wenigsten das Athmen durch Tracheen entfernen die Chernetiden von den echten Scorpionen, so dass im Hinblick darauf die Abweichung in der Entwicklungsweise weniger auffällig erscheint. Man hat versucht, die Pseudoscorpione anderen Abtheilungen der Arachnoiden, vor Allem den Phalangiden zu nähern, ohne dies freilich durch die Organisation beider Abtheilungen genügend begründen zu können. So muss nach dem Urtheil eines neueren Bearbeiters der Anatomie der Chernetiden (Croneberg) die systematische Stellung der Pseudoscorpione unentschieden bleiben, denn auch die Entwicklungsgeschichte, so weit sie bis jetzt bekannt geworden ist, giebt darüber keinen Aufschluss.

IV. Phalangiden.

Die kugelrunden Eier der Phalangiden sind von einer doppelten Hülle umgeben. Die innere wird vom Ei abgeschieden, die äussere vom Epithel der Leitungswege secernirt; sie repräsentiren die Dotterhaut und das Chorion. Die Eier werden, zu einem grösseren Ballen verklebt, in eine Erdhöhle abgelegt (Henking). Die ersten Entwicklungsvorgänge sind besonders eingehend von Henking bei Opilio und Leiobunum studirt worden; freilich vermögen wir uns seiner Auffassung von der Entstehung der Furchungskerne durch freie Kernbildung nicht anzuschliessen, da sie ganz dem widerspricht, was wir von andern Arthropoden wissen. Nach Faussek zerfällt das Ei von Phalangium in einen Haufen grosser sphärischer Zellen, die mit Dotterkugeln angefüllt sind und in deren Mitte ein Kern liegt. Die Furchung ist also eine totale. Man möchte diese Zellen den Dotterpyramiden der Spinneneier vergleichen, aber die folgenden Entwicklungsvorgänge scheinen bei den Phalangiden doch in anderer Weise zu verlaufen als bei den Araneinen. Eine Furchungshöhle tritt nicht auf. Die Blastodermbildung erfolgt dadurch, dass die peripher gelegenen Zellen sich von den übrigen sondern und sich rascher theilen. Es steigen also bei der Blastodermbildung nicht alle, ja nicht einmal die meisten Zellen an die Oberfläche, sondern ein grosser Theil von ihnen bleibt als Dotterzellen im Innern des Eies zurück (Henking, Faussek). Die Blastodermbildung geht an der einen Hälfte des Eies rascher vor sich als an der andern. Aehnliches wurde auch bei der Blastodermbildung der Spinnen beobachtet (vgl. pag. 571).

Durch rege Vermehrung der Zellen des Blastoderms bildet sich eine Verdickung desselben, die Keimscheibe. Von ihr aus soll nach Faussek eine Einwanderung von Zellen in die Dottermasse nicht stattfinden, das Entoderm wird vielmehr durch die im Dotter verbleibenden Zellen repräsentirt, und aus ihnen geht später das Epithel des Mitteldarms hervor.

Eine Entstehung des Entoderms aus Zellen, welche von Anfang an im Dotter zurückbleiben, ist auch für die Araneinen angenommen worden (Schimkewitsch), doch ist die Bildung der Keimblätter bei den Phalangiden bisher nicht eingehend genug untersucht worden, als dass sich schon jetzt Sicheres über diesen Punkt aussagen liesse. Faussek findet in dem Embryo, bei welchem die Segmentirung des Keimstreifens beginnt, am Hinterende des letzteren eine Zellenanhäufung, welche grosse Aehnlichkeit

mit der Einwucherungsstelle am Keimstreifen der Scorpione besitzt. Bisher lauten die Angaben über die Natur dieses Gebildes aber noch zu widersprechend, als dass sich eine bestimmte Ansicht über seine Natur gewinnen liesse. Faussek führt diese Zellenanhäufung, welche wie eine Verdickung des Blastoderms erscheint, auf eine Anlagerung von Dotterzellen an das Blastoderm zurück. Anfangs liess er daraus (also aus Dotterzellen) die Keimdrüsen hervorgehen, später leitete er die letzteren aber von einer Verdickung des Blastoderms her, welche bereits in sehr früher Zeit aufträte. Eine genauere Darstellung der sich zum Theil widersprechenden Angaben muss von der angekündigten ausführlichen Arbeit des genannten Autors erwartet werden.

Aus den wenigen vorliegenden Angaben geht hervor, dass das Mesoderm sich in ein somatisches und splanchnisches Blatt spaltet, dass also in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse wie bei den Scorpionen und Araneinen obwalten.

Die Bildung des Mitteldarms scheint sich in ähnlicher Weise wie bei den Spinnen zu vollziehen, abgesehen von der durch Faussek anders dargestellten ersten Entstehung des Entoderms. Der Dotter ist direct von dem splanchnischen Mesodermblatt umgeben, und an dieses legen sich nunmehr die Dotterzellen an, um so schliesslich das continuirliche Epithel des Mitteldarmes entstehen zu lassen. Dieser Vorgang beginnt in dem vorderen Theil des Körpers.

Ueber die weitere Entwicklung der Phalangiden liegen nur vereinzelte Angaben vor. Metschnikoff (No. 34, pag. 520) berichtet über das Auftreten abdominaler Extremitäten, und Balbiani beschreibt einige Stadien der späteren Entwicklung. Daraus geht hervor, dass die zu den vier Beinpaaren gehörigen Segmente des Cephalothorax beim Embryo deutlich von einander abgesetzt sind, welche Segmentirung bei der weiteren Ausbildung schwindet und beim ausgebildeten Thier nicht mehr wahrzunehmen ist. Zwischen den Augen und der Basis der Cheliceren liegt ein unpaares stachelförmiges Gebilde, welches wir in Uebereinstimmung mit ähnlichen Bildungen bei den Spinnen und besonders bei den Myriopoden (Chilognathen) als Eizahn bezeichnen (vgl. pag. 588 sowie das Capitel Myriopoden).

Das Wenige, was von der Entwicklung der Phalangiden bekannt ist, zeigt den Charakter der Arachnoidenentwicklung. Ein wichtiger Charakter, der übrigens auch beim ausgebildeten Thier noch zu erkennen ist, scheint nach Balbiani's Darstellung beim Embryo besonders deutlich zum Ausdruck zu kommen. Das sind die Kauladen an den Pedipalpen und den beiden vorderen Beinpaaren. In ihrem Vorhandensein drückt sich eine auffallende Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Scorpione aus. Als echte Arachnoiden erweisen sich die Phalangiden ausser durch die Zahl und Stellung der Extremitäten am Körper auch durch den Besitz einer Coxaldrüse (Mac Leod), welche den gleichnamigen Organen anderer Arachnoiden homolog ist. Während sie aber bei diesen nur einen vorübergehenden Zustand darstellt und beim ausgebildeten Thier eine Rückbildung erfährt (Scorpione, Spinnen), stellt sie bei den Phalangiden ein wohlentwickeltes Organ dar, welches wohl auch beim ausgebildeten Thier noch functionirt und aus einem umfangreichen Schleifenkanal, dem weiten sackförmigen Reservoir, sowie dem Ausführungsgang besteht, der hinten an der Basis der dritten Gangbeine nach aussen mündet (Loman No. 9).

V. Solpugiden.

Wie von den vorhergehenden Abtheilungen der Arachnoiden ist auch über die Entwicklung der Solpugiden unseres Wissens bisher nur sehr wenig bekannt geworden; dies Wenige bezieht sich auf Galeodes araneoides, von welcher Form einige späte Stadien durch Croneberg beschrieben wurden.

Das erste Stadium, welches Croneberg auffand, war schon weit entwickelt und stand kurz vor dem Ausschlüpfen. Die Figur 360 *A*, welche es darstellt, zeigt, dass der Embryo demjenigen einer Spinne sehr ähnlich ist. Wie bei diesem bildet auch hier das kuglige, wahrscheinlich stark mit Dotter angefüllte Abdomen die Hauptmasse des Embryos. Der breite und abgeflachte Cephalothorax erscheint dicht an die Ventralfläche des Abdomens angedrückt. An dieses legen sich auch die Extremitäten an. Die Cheliceren neigen sich gegen das Rostrum (Fig. 360 *A*). In der Nähe des letzteren erkennt man die spaltförmige Afteröffnung (*a*).

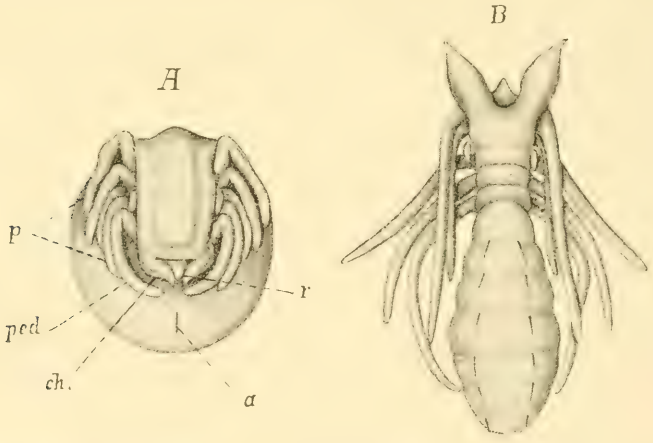


Fig. 360. *A* und *B* Embryo und ausgeschlüpftes junges Thier von Galeodes araneoides (nach Croneberg).

a After, *ch* Cheliceren, *ped* Pedipalpen, *p* Beine, *r* Rostrum.

Bei dem ausgeschlüpften Jungen erscheint das Abdomen in die Länge gestreckt. Es zeigt einige leichte Einschnürungen, welche wohl den Segmenten entsprechen (Fig. 360 *B*). Am Rücken trägt es zwei Reihen von je sechs Borsten. Im Uebrigen fehlt der Haarbesatz der Körperdecke, welcher dem ausgebildeten Thier in so reichem Maasse zukommt. Die Chitinhaut des jungen Thieres ist also nur eine provisorische. Wahrscheinlich verharren die jungen Thiere nach dem Ausschlüpfen noch einige Zeit in einem puppenartigen Zustande und zeigen in dieser Beziehung ein ganz ähnliches Verhalten wie die echten Spinnen (vgl. pag. 587). Auch diese verlassen das Ei in einem unbeweglichen Zustande, umgeben von einer cuticularen Hülle, welche erst nach einiger Zeit abgeworfen wird. Dadurch wird es auch erklärlich, dass die (jetzt nach hinten zurückgeschlagenen) Extremitäten nach Croneberg's Angabe bisher noch keine Gliederung aufweisen (Fig. 360*B*). Sie entbehren auch der Krallen.

Abdominalextremitäten wurden bei dem jungen Thier nicht aufgefunden, wie dies auch bei einem so späten Stadium nicht anders zu erwarten war.

Eine höchst auffallende Bildung, welche dem erwachsenen Thier[1]) nicht zukommt, besteht in einem Paar flügelförmiger Anhänge (Fig. 360 *B*). Dieselben entspringen dorsal von dem Ansatzpunkt der Extremitäten zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar. Sie bestehen aus einer doppelten Zellschicht und darüber liegender Cuticula, stellen also eine Faltung der Haut dar; Nerven und Tracheen erstrecken sich nicht in ihr Inneres; ebensowenig finden sich Muskeln darin.

Die Bedeutung der flügelförmigen Gebilde ist nicht bekannt. Croneberg vergleicht sie mit den paarigen, als Ueberreste der Schale zu betrachtenden Anhängen der Embryonen von Asellus (vgl. pag. 352), ohne übrigens besonderes Gewicht auf diesen Vergleich zu legen. Unwillkürlich wird man an eine Flügelbildung denken, zumal der Körper der Solpugiden in der Gliederung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Insekten zeigt, aber die Lage der Flügelrudimente würde sich mit deren Stellung bei den Insecten nicht vereinigen lassen, denn sie liegen, wie Croneberg's Abbildung (Fig. 360, *B*) erkennen lässt, noch vor dem Prothorax, an einem Segment, welches bei den Insecten schon dem Kopf zuzurechnen wäre. Aehnliche flügelförmige Anhänge nicht nur an den flügeltragenden Segmenten, sondern auch am Prothorax, kommen manchen Termitenlarven zu, wovon weiter unten die Rede sein wird.

Die Solpugiden unterscheiden sich von den übrigen Arachnoiden durch einige wichtige Merkmale, welche sie mehr den Insecten zu nähern scheinen. Das vorderste Beinpaar tritt sammt dem zugehörigen Segment in engere Beziehung zu den vorhergehenden (Kopf-)Segmenten und setzt sich gegen die hinteren (Thoracal-)Segmente ab, so dass ein gesonderter Kopfabschnitt mit drei Paar Anhängen zu Stande kommt. Man hat denselben mit dem Kopf der Insecten verglichen und den folgenden nunmehr aus drei Segmenten mit je einem Beinpaar bestehenden Körperabschnitt dem Thorax der Insecten gleichgestellt. Die Uebereinstimmung wird erhöht durch das zehngliedrige, äusserlich segmentirte Abdomen. Eine auffallende Thatsache ist dann noch, dass die Solpugiden, welche durch baumförmig verästelte Tracheen athmen, ausser einem Stigmenpaar am zweiten und dritten Abdominalsegment noch ein solches am zweiten (dem ersten vermeintlichen) Thoracalsegment besitzen.

Wir vermögen uns denjenigen nicht anzuschliessen, welche in den genannten, allerdings recht auffallenden Merkmalen wirkliche Beziehungen zu den Insecten sehen und die Solpugiden als ein Bindeglied zwischen den beiden Stämmen der luftathmenden Arthropoden betrachten. Die Theilung des Vorderkörpers in Kopf und Thorax, bei welcher man die drei vorderen Extremitätenpaare wohl den drei Paar Mundwerkzeugen der Insecten gleich setzen müsste, verliert dadurch an Werth, dass noch immer ein Paar fehlt, d. h. bei den Solpugiden kein Homologon für die Antennen der Insecten vorhanden ist. Am schwersten ist es, die Lage des einen Stigmenpaares am Cephalothorax zu erklären: man kann in dieser Beziehung nur die Annahme machen, dass es eine spätere Erwerbung darstellt. Diese Annahme hat nicht so viel Unwahrscheinliches an sich, wenn man sieht, wie auch bei den Milben Stigmen am Cephalothorax auftreten, und wie solche bei Scolopendrella und Sminthurus (?)

[1]) Croneberg untersuchte auch die ausgebildeten Thiere derselben Art, und diesen fehlt das betr. Gebilde gänzlich.

am Kopfe gefunden werden. Das Vorhandensein eines Spiralfadens, welchen die Tracheen der Solpugiden, wie es scheint, besitzen, bildet keinen Beweis für deren Beziehungen zu den Insecten, da er auch bei anderen Arachnoiden vorkommt.

Die Solpugiden zeigen trotz der äusserlichen Dreitheilung des Körpers doch so grosse Uebereinstimmung der äusseren und inneren Organisation mit den Arachnoiden, dass man nicht berechtigt ist, sie von ihnen zu trennen. Die Gestalt der Cheliceren, der Besitz einer Coxaldrüse, wie sie in gleicher Weise den Arachnoiden zukommt (Mac Leod No. 44), die Leberdivertikel des Mitteldarms[1]), die Lage der Geschlechtsöffnung am ersten Abdominalsegment, alle diese Punkte und noch andere weniger in die Augen fallende sprechen für die Arachnoidennatur der Solpugiden. Wir betrachten dieselben daher als einen in besonderer Richtung entwickelten Zweig des Arachnoidenstammes, welche Auffassung übrigens derjenigen Ray Lankester's (No. 45) und anderer Forscher entspricht. Die geringen Anhaltspunkte, welche die Entwicklungsgeschichte giebt, bestätigen unsere Auffassung, da der Embryo von Galeodes ganz einem Spinnenembryo gleicht. Es wäre sehr wichtig, genauere Daten über die Entwicklung der Solpugiden zu erhalten.

VI. Araneinen.

Systematik: A. Tetrapneumones.
Avicularia (Mygale), Atypus.
B. Dipneumones.
Epeira, Theridium, Agalena, Lycosa und sämmtliche andere der hier erwähnten Spinnen.

Die Ablage und Beschaffenheit der Eier. Die Spinnen bauen Nester für ihre Eier oder verfertigen Cocons. Diese bewachen sie gewöhnlich; in vielen Fällen tragen sie die Cocons mit sich herum, indem sie dieselben mit den Cheliceren fassen (z. B. Dolomedes, Ocyale) oder am Hinterleib befestigen (z. B. Lycosa, Tarantula).

Die dotterreichen Eier sind von einer Dotterhaut, sowie von einer äusseren, wahrscheinlich vom Eileiter ausgeschiedenen Hülle umgeben, welche man auch als Chorion bezeichnet findet. Den Dotter bedeckt eine dünne Protoplasmaschicht (Blastem) und Protoplasma umgiebt auch den centralen Kern, von wo aus es sich in feinen Strängen zwischen die Dotterkörner erstreckt. Ausser dem Kern findet sich in den Eiern der Spinnen ein als Dotterkern bezeichnetes merkwürdiges Gebilde, dessen Natur bisher nicht genügend bekannt geworden ist. Der Dotterkern besteht aus einer rundlichen Anhäufung von Körnchen von mehr oder weniger compaktem Gefüge; zuweilen erhebt er sich sogar zu einer complicirteren Structur, indem er aus mehreren concentrischen Schichten zusammengesetzt erscheint. Mit der Reifung des Eies pflegt der Dotterkern zu schwinden, doch scheint er zuweilen länger erhalten zu bleiben und soll sich nach Kishinouye noch im zwei- und vierzelligen Furchungsstadium des Eies in einem der Dottercomplexe neben dem Kern vorfinden.

[1]) Bezüglich der Leber muss bemerkt werden, dass ein neuerer Bearbeiter derselben (Birula No. 42) gewisse Differenzen im Bau dieses Organs gegenüber dem Verhalten der Arachniden im Allgemeinen findet; doch beschreibt auch er die Leber als ein mächtig entwickeltes Organ, welches die Zwischenräume zwischen den übrigen Organen ausfüllt, ein Verhalten, welches wohl bei einem Arachniden, nicht aber bei einem Insect erwartet werden kann.

Nach Ludwig (No. 66) zeigt die äussere Hülle eine polygonale Felderung, doch wird diese letztere in Uebereinstimmung mit den älteren Angaben von Balbiani (No. 46) neuerdings wieder auf einen Zerfall des Blastems in polygonale Abtheilungen zurückgeführt (Sabatier, No. 70, Locy No. 64). Diese Erscheinung ist nicht mit der (erst später erfolgenden) Bildung des Blastoderms zu verwechseln, sondern sie soll sich bereits am ungefurchten Ei zeigen. Locy, dem sich neuerdings im Ganzen auch Kishinouye anschliesst, erklärt die Felderung damit, dass nach der Ablage der Eier eine Contraction derselben eintritt, und dabei das Blastem dichter an den Dotter herangezogen wird. Die einzelnen Dotterkörner geben sich an der Peripherie als Erhebungen zu erkennen, und dadurch würde die Felderung der Oberflächen hervorgebracht. Einige der vielen auf diesen Punkt bezüglichen Abbildungen Balbiani's scheinen eine solche Auffassung zu bestätigen, andere aber sprechen dagegen; in ihnen ist ausser der ursprünglichen Felderung auch die durch die Blastodermzellen veranlasste zu sehen. Da eine Contraction des Eies stattfinden soll, möchte man auch an eine in regelmässiger Weise (in Form polygonaler Felder) erfolgende Faltung der Dotterhaut denken, wie sie z. B. bei Cetochilus vorkommen soll (Grobben), doch scheint dies hier ausgeschlossen, da Locy von einer perivitellinen Flüssigkeit spricht, welche bei der Contraction des Eies zwischen dessen Oberfläche und der Dotterhaut auftritt.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die Furchung kann in ihrem Anfang als totale bezeichnet werden und geht in die superficielle über. Der centrale Kern theilt sich in zwei Kerne, welche in der Nähe des Centrums liegen (Fig. 363 *A*). Ob-

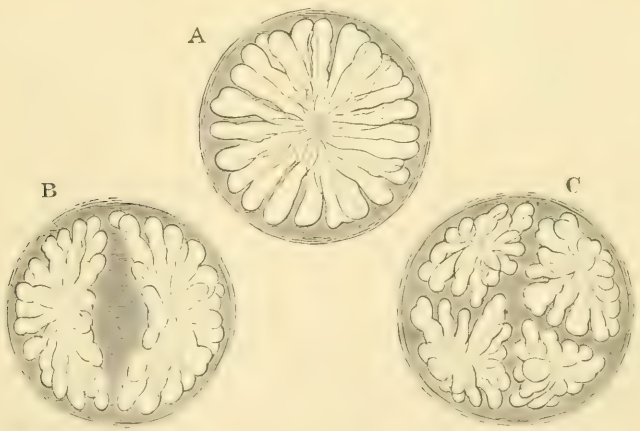


Fig. 361. *A—C* drei Furchungsstadien von Philodromus limbatus (nach H. Ludwig, aus Balfour's Handbuch).

wohl nun eine das Ei in zwei Theile trennende Furche nicht auftritt, so ist doch eine Zweitheilung desselben angedeutet, die sich allerdings zunächst nur auf den Dotter bezieht. Nach der bereits vor längerer Zeit von Ludwig gemachten Beobachtung ordnen sich die Dotterkörner radiär

hintereinander in Form von Säulen an (Fig. 361 und 363 *A*). Diese vom Centrum radial ausstrahlenden Säulen scheiden sich bei der Zweitheilung des Kernes in zwei Gruppen (Fig. 361 *B*). Dazwischen soll Bildungsdotter liegen. Mit dem Fortschreiten der Kerntheilung theilen sich auch die beiden von Ludwig als Rosetten bezeichneten Gruppen von Dottersäulen wieder und liefern nun vier Rosetten (Fig. 361 *C*), welche sich sodann nach dem bei der totalen äqualen Furchung gewöhnlichen Gang in 8, 16 und 32 Rosetten theilen. Jeder Rosette kommt ein Kern zu. Mit dem weiteren Fortgang der Furchung (Fig. 362 *A*) rücken die Kerne nach der Peripherie, wobei sie von dem ihnen zukommenden Protoplasma begleitet werden. Letzteres sondert sich (mit sammt dem hier schon vorhandenen Blastem) zu einer peripheren Lage, welche nunmehr die Kerne enthält und somit als Blastoderm zu bezeichnen ist (Fig. 362 *B*, *bl*). Die Dottersäulen oder jetzt besser Dotterpyramiden können zu dieser Zeit noch vorhanden sein. Schon früher trat im Centrum ein Hohlraum, die Furchungshöhle, auf (Fig. 362 *B*), indem die centrale Dottermasse mit der Ausbildung der Blastomeren von diesen einbezogen und mehr nach der Peripherie hingedrängt wird.

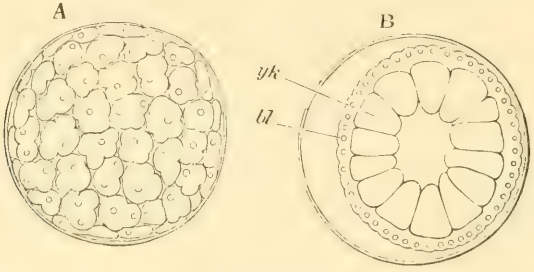


Fig. 362. *A* und *B* Oberflächenansicht und optischer Durchschnitt eines späteren Furchungsstadiums von Philodromus limbatus (nach Ludwig, aus Balfour's Handbuch).

bl Blastoderm, *yk* Dotterpyramiden. Zwischen Eihaut und Blastoderm befindet sich in dem weiten Raume (*B*) perivitelline Flüssigkeit.

Die Dotterrosetten scheinen zumeist nicht in so deutlich abgegrenzter Weise aufzutreten, wie dies von Ludwig an Philodromus beobachtet wurde. Bei Agalena, Theridium, Epeira, Pholcus u. A. werden die Dottersäulen zwar ebenfalls bemerkt, doch liegen die von ihnen gebildeten Gruppen (die Rosetten von Philodromus) enger aneinander (Fig. 363 *A*). Ein von acht solchen Gruppen gebildetes Stadium bietet ganz das Bild eines total und äqual gefurchten Eies mit wenig umfangreicher Furchungshöhle (Fig. 363 *B*). Jede Gruppe von Dottersäulen mit dem zugehörigen Kern entspricht einem Blastomer. Die Blastomeren theilen sich auch hier nach dem von der äqualen Furchung her bekannten Modus weiter, und wenn sie nach einer Anzahl von Theilungen eine grössere Zahl (etwa 128) erreicht haben, trennen sich die unterdessen nach der Peripherie gerückten Kerne mit ihrem Protoplasma von dem darunter liegenden Dotter ab, um dadurch das Blastoderm entstehen zu lassen (Fig. 363 *C* und *D*). Die Furchungshöhle, welche einen ziemlichen Umfang erreichen kann (Fig. 362 *B* u. 363 *C*), wird zu dieser Zeit wieder mit Dotter angefüllt. Die regelmässige Anordnung desselben geht dabei allmählich verloren (Fig. 363 *D* und *E*).

Es scheint, dass die Bildung des Blastoderms an der einen Hälfte des Eies etwas früher vor sich geht als an der anderen (Salensky, Ludwig, Locy, Morin, Schimkewitsch). Das ist jedenfalls die Gegend, an welcher später der Keimstreifen angelegt wird, und es würde somit, wenn auch in sehr beschränktem Maasse, eine ähnliche Bildung vorhanden sein wie die Keimscheibe der Scorpione (Fig. 363 *E* u. *F*).

Die geschilderte Furchung des Spinneneies zeigt die grösste Uebereinstimmung mit derjenigen, welche wir früher bei den Crustaceen kennen lernten (Typus II, pag. 312). Sollte nicht allen Spinneneiern eine Furchungshöhle zukommen, wie es uns fast scheint, sondern in einigen Fällen das

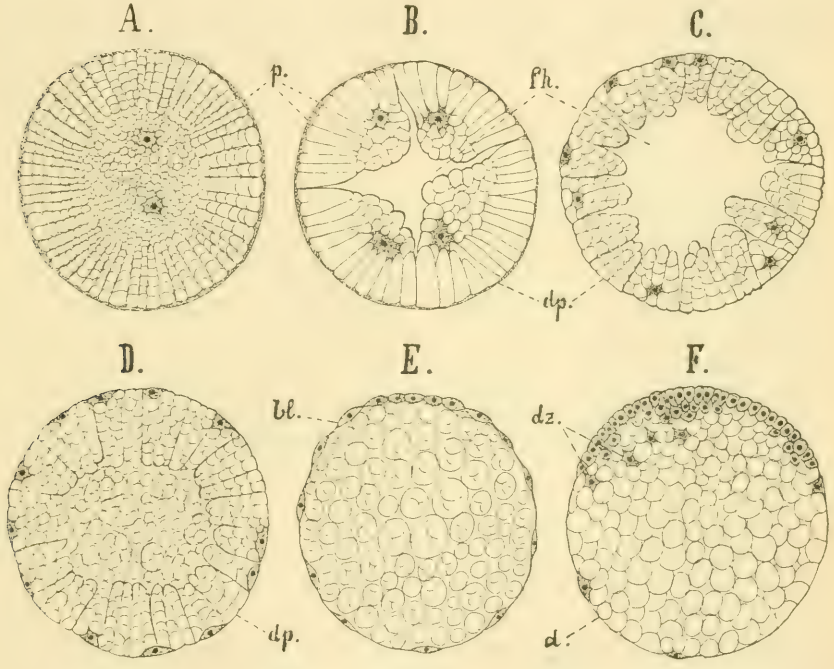


Fig. 363. *A—F* Schnitte durch Eier von Theridium maculatum in verschiedenen Stadien der Furchung und Blastodermbildung (nach Morin).

bl Blastoderm, *d* Dotter, *dp* Dotterpyramiden, *dz* Dotterzellen, *fh* Furchungshöhle, *p* periphere Plasmaschicht (Blastem).

Centrum von einer ungefurchten Dottermasse erfüllt bleiben, so würden diese Fälle doch wahrscheinlich ebenfalls demjenigen Typus zuzurechnen sein, welcher bei den Crustaceen als totale Furchung mit nachherigem Uebergang in die superficielle Furchung bezeichnet wurde (pag. 312).

Bezüglich der auf die Bildung des Blastoderms folgenden Entwicklungsvorgänge stimmen die Autoren in ihren Auffassungen wenig überein, indem einige von ihnen den von Claparède als Cumulus primitivus bezeichneten Hügel, welcher am Blastoderm durch Verdickung der Zellschicht auftritt (Fig. 364 *B* und Fig. 365 *A* und *B*), eine grosse Bedeutung bei der Bildung der Keimblätter zuschreiben, andere aber diese

Bedeutung leugnen. Nach Morin's Beobachtung entsteht in der Gegend, welche der späteren Ventralfläche, d. h. der Anlage des Keimstreifens, entspricht, eine Verdickung des Blastoderms (Fig. 363 *F*); nicht nur, dass die Zellen selbst an Umfang zunehmen, es spalten sich auch von ihnen einige ab und ordnen sich unter den anderen an. Es wird also hier eine mehrschichtige Lage von Zellen gebildet. Gleichzeitig lösen sich aber in derselben Gegend einige Zellen gänzlich aus dem Zusammenhang mit den übrigen ab und rücken in den Dotter hinein (Fig. 363 *F*, *dz*). Damit sind bereits **die drei Keimblätter** angelegt: die äussere Schicht, welche zugleich den grössten Theil des Blastoderms in sich fasst (das Ectoderm), die dicht darunter liegende Schicht (das Mesoderm) und die in den Dotter eingetretenen Zellen, welche das Entoderm repräsentiren. Erst nach der Anlage der Keimblätter soll bei den von Morin beobachteten Spinnen (z. B. bei Pholcus) der Primitivhügel auftreten, wenn er nicht gänzlich fehlt, wie bei Theridium, derjenigen Form, an welcher

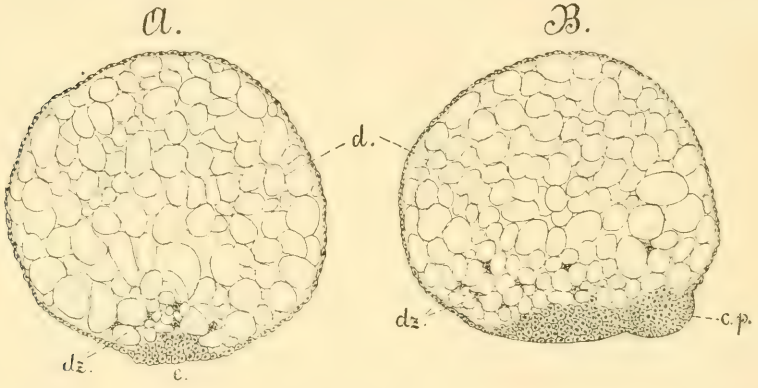


Fig. 364. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Pholcus phalangoides in Stadien der Keimblätterbildung (nach Morin).

c.p Cumulus primitivus, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *e* Einwucherungsstelle.

die soeben geschilderte Bildung der Keimblätter verfolgt wurde (Morin). Doch ist es nicht unmöglich, dass dieses Verhalten nicht das ursprüngliche, sondern ein abgeändertes darstellt und dem Primitivhügel doch eine grössere Bedeutung zukommt, als aus dem späten Auftreten desselben bei Pholcus und seinem gänzlichen Fehlen bei Theridium hervorzugehen scheint. Diese letztere Auffassung wird auch durch die erst neuerdings erschienene Arbeit von Kishinouye bestätigt (vgl. pag. 575).

Der Cumulus primitivus entsteht als eine Verdickung des Blastoderms (Fig. 364 *B*), welche sich zur Höhe eines ansehnlichen Hügels über das Blastoderm erheben kann (so z. B. bei Tegenaria und Agalena (Fig. 365 *A* u. *B*, pag. 577). Er ist bei den meisten der bisher zur Beobachtung gelangten Spinnen gefunden worden. Vor ihm soll eine Einsenkung am Blastoderm auftreten (Salensky No. 71, Schimkewitsch No. 72). Es liegt nahe, die letztere als Blastoporus anzusehen, an dessen hinterem Rand die Einwucherung der Zellen in besonders starkem Maasse vor sich geht, ähnlich, wie wir dies für die Scorpione darstellten (pag. 537). Einige Angaben, welche über das Verhältniss

des Primitivhügels zu den in der Bildung begriffenen Keimblättern gemacht werden, z. B. die von Bruce (No. 54) und Lendl (No. 63) dürften wohl in dieser Weise aufzufassen sein.

Wenn wir den Cumulus primitivus an das Hinterende des Embryos verlegen, so stehen wir damit auf einem Standpunkt, welcher seinerzeit schon von Balfour (No. 47) eingenommen wurde. Obgleich seit jener Zeit verschiedene Bearbeitungen der Spinnenentwicklung unternommen wurden, so konnte dieser Punkt doch noch zu keiner erheblich grösseren Klarheit gebracht werden. Während nach der obigen Auffassung der Primitivhügel in seiner Lage ungefähr dem künftigen Schwanzende entspricht, vor ihm die Einsenkung gelegen ist und vor dieser die Scheitellappen auftreten (Balfour, Schimkewitsch, Lendl), entsteht nach einer anderen Annahme das Schwanzende in ziemlicher Entfernung vom Primitivhügel, während der Kopflappen vielmehr in seiner Nähe gelegen ist (Balbiani, Locy). Wenn wir uns mehr der Ansicht zuneigen, dass der Cumulus primitivus dem Hinterende des Embryos entspricht, so sind es hauptsächlich Gründe theoretischer Natur, welche uns hierzu bewegen. Doch scheinen auch die von Morin und Schimkewitsch gegebenen Abbildungen auf eine derartige Auffassung hinzuweisen. Freilich bieten dieselben für eine Entstehung des Mesoderms vom Primitivhügel aus, wie man sie anzunehmen geneigt war, wenig Ueberzeugendes. Zwar findet offenbar am Primitivhügel eine starke Wucherung der Zellen statt, aber auch vor demselben (im Bereich des künftigen Keimstreifens) erscheint das Blastoderm bereits mehrschichtig (Fig. 364 *B*). Dass Morin dem Cumulus primitivus eine solche wichtige Bedeutung überhaupt ganz abstreitet, wurde schon oben erwähnt. Nach diesem Forscher soll der Primitivhügel erst nach Ausbildung der Keimblätter entstehen, wenn er überhaupt vorhanden ist. Es ist aber nicht zu verkennen, dass auch nach Morin's Darstellung der Primitivhügel einen bedeutenden Umfang besitzt (Fig. 364 *B*). Denselben soll er später verlieren, indem er einzelne Mesodermzellen abgiebt. Dabei wird er allmählich nach dem Rücken verlagert, ein Verhalten, welches auch aus den von Claparède gegebenen Abbildungen hervorgehen würde, falls die dort sichtbare Erhebung wirklich dem Primitivhügel entspricht (Fig. 367 *A* und *B*, pag. 579). Dass der Blastoporus oder doch ein Rest desselben eine solche Lagerung erhalte, hat von vornherein wenig Wahrscheinliches für sich, wenn man nicht annehmen muss, dass die Wucherungsstelle nur beim Auswachsen des Hinterendes mit verschoben wurde und so eine nur scheinbar dorsale Lagerung erlangte. Doch sind weitere Ausführungen über diesen Punkt wohl vorläufig besser zu vermeiden, denn ein Blick auf die von Claparède, Balbiani, Salensky, Balfour, Schimkewitsch, Locy und Morin gegebenen Abbildungen zeigt, dass sich dieselben nicht in Uebereinstimmung bringen lassen. Offenbar trägt die Schwierigkeit der Beobachtung Schuld an der Unsicherheit, die uns bezüglich dieses Punktes entgegentritt. Die Orientirung an dem beinahe kugelrunden Ei ist jedenfalls durch das Auftreten der einzelnen Theile des Embryos (Kopflappen und Schwanzende) bei gleichzeitigem Zurücktreten des Primitivhügels wesentlich erschwert. So konnte sich auch ein neuerer Bearbeiter der Spinnenentwicklung, Kishinouye, über die Lage des Primitivhügels zum Embryo nicht mit genügender Sicherheit orientiren. Vorläufig darf in Bezug auf die am Blastoderm der Spinnen auftretende Einsenkung und den Cumulus primitivus nur mit grosser Vorsicht als einer der Gastrulation entsprechenden Bildung gesprochen werden, obwohl eine solche Auffassung zumal im Hinblick auf die bei den Scorpionen obwaltenden Verhältnisse sehr nahe liegt.

Mit der Frage, ob die Keimblätter in einem der späteren Ventralfläche entsprechenden Bezirk ihren Ursprung nehmen, in welchem der Cumulus primitivus einen Herd stärkerer Zellvermehrung (vielleicht die Einwucherungsstelle) repräsentirt, findet dieser Gegenstand noch nicht seine Erledigung, und zwar deshalb, weil die Entstehung der Keimblätter noch auf andere Weise dargestellt wird. Nach der oben vertretenen Auffassung ist anzunehmen, dass die Furchungszellen zur Bildung des Blastoderms an die Peripherie rücken, und dass dann von hier aus durch Einwucherung von Zellen die Keimblätter entstehen (Fig. 363, *F* und Fig. 364, *A* und *B*). Während das Mesoderm in dichter Anhäufung an der Ventralseite gelagert bleibt, lösen sich die Zellen des Entoderms davon ab und rücken in den Dotter hinein. Aus ihnen baut sich später der Mitteldarm auf. Der Ursprung und das Schicksal dieser Dotterzellen wird noch in anderer Weise dargestellt, als es oben geschah (Balfour, Schimkewitsch, Locy [?]). Wenn wir den wichtigsten Punkt dieser abweichenden Auffassung sogleich hervorheben sollen, so besteht derselbe darin, dass man ein Verbleiben eines Theiles der Furchungszellen im Dotter annimmt. Diese Zellen, welche beim Aufbau des Blastoderms keine Verwendung finden, repräsentiren nicht allein das Entoderm, sondern werden auch zum Theil dem Mesoderm beigefügt (Balfour, Schimkewitsch).

Nach Schimkewitsch geht die Furchung und Blastodermbildung so vor sich, dass das Ei in ähnlicher Weise, wie dies schon früher geschildert wurde, in eine grössere Anzahl von Dotterpyramiden zerfällt. Jede der letzteren besitzt einen Kern, welcher anfangs central liegt. Später rücken die Kerne an die Peripherie und isoliren sich hier mit dem sie umgebenden Protoplasma vom Dotter. Dadurch wird eine äussere Zellenschicht, das Blastoderm gebildet. Es scheint aber, als ob bereits vorher eine weitere Theilung der Kerne stattgefunden habe und eine grosse Anzahl derselben im Innern des Dotters verbleibe, wenigstens muss man die Darstellung von Schimkewitsch so auffassen[1]). Während der Ausbildung des Blastoderms findet eine weitere Vermehrung der im Innern verbliebenen Kerne statt. Ehe wir ihr weiteres Schicksal verfolgen, müssen wir eines Vorganges Erwähnung thun, welcher von Schimkiwitsch an den Spinneneiern beobachtet und auch schon früher von Salensky wahrgenommen wurde. Danach sollen nämlich die Blastodermzellen, welche anfangs das Ei umgeben, gegen die Ventralseite hin rücken und dort eine Verdickung bilden, welche zusammen mit der später daselbst eintretenden Zellvermehrung die Anlage des Keimstreifens bildet. Auch aus Morin's Darstellung, soweit uns dieselbe zugänglich ist, scheint sich Aehnliches zu ergeben, und die von ihm entnommenen Figuren (363, *D*—*F*) lassen erkennen, dass anfangs an der Dorsalseite des Eies eine ganze Anzahl von Blastodermzellen gelegen ist, während man dort in einem späteren Stadium nur wenige wahrnimmt. Nach Schimkewitsch wird die Dorsalseite des Eies ganz vom Blastoderm entblösst, das erst später wieder dahin vorwächst. Wir waren anfangs mehr geneigt, das Fehlen des Blastoderms an der dorsalen Seite auf ein verspätetes Hervortreten der Kerne aus dem Dotter zurückzuführen, zumal die Autoren von

[1]) Was Schimkewitsch über den Zerfall der Dotterpyramiden und die Bildung der mononucleären und polynucleären Dotterzellen sagt, gehört nicht in den Rahmen unserer Darstellurg und bedarf wohl auch einer Richtigstellung. Im Ganzen lassen sich die von ihm gegebenen Bilder mit der früheren Darstellung vereinigen. Auch Schimkewitsch fand bei einigen Formen (Tegenaria, Epeira) die centrale Furchungshöhle und beschreibt ihre Ausfüllung mit Dottermasse, ähnlich wie dies oben von Theridium dargestellt wurde (Fig. 363 *C* u. *D*).

einem Fortschreiten der Ausbildung des Blastoderms von der ventralen nach der dorsalen Seite sprechen. Es schien uns darin eine, wenn auch nur entfernte Aehnlichkeit mit der Furchung und Blastodermbildung der Scorpioneier zu bestehen. Genauere Untersuchungen werden erst zeigen können, ob diese Vermuthung die richtige ist, oder ob wirklich, wie es nach den vorliegenden Abbildungen scheint, ein so starkes Zusammenrücken der Blastodermzellen erfolgt. Ein ähnliches Zusammenschieben der Blastodermzellen, wenn auch nicht bei Weitem in so starkem Masse, wurde übrigens auch bei anderen Arthropoden (Astacus) beobachtet (vgl. oben pag. 356).

Nach der Darstellung von Schimkewitsch, die sich hierin wesentlich an die enige von Balfour anschliesst, betheiligen sich die Dotterzellen in nicht unbedeutendem Masse an der Bildung des Mesoderms, obwohl ihre Hauptmasse als Entoderm zu bezeichnen ist. Schimkewitsch nimmt wie Balfour eine doppelte Entstehungsweise des Mesoderms an, indem es nach ihm sowohl durch Verdickung der ventralen Parthie des Blastoderms, zumal vom Cumulus primitivus aus, wie auch durch Hinzutreten von Dotterzellen zu den verdickten Theilen gebildet wird. Hier sollen bei den einzelnen Formen (Tegenaria, Epeira, Lycosa) gewisse Modificationen auftreten, auf die wir aber nicht eingehen, da wir uns dieser Auffassung nicht anzuschliessen vermögen. Von den beiden einander gegenüberstehenden Auffassungen, von denen die eine die Dotterzellen als gegeben annimmt und von ihnen das Entoderm, sowie zum Theil das Mesoderm ableitet, die andere aber Entoderm und Mesoderm durch einen der Gastrulation gleich zu setzenden Vorgang entstehen lässt, scheint uns die letztere bei Weitem mehr Berechtigung für sich zu haben. Wir werden in dieser Auffassung durch die neu erschienene Arbeit von Kishinouye (No. 62) bestärkt, welcher nach der Blastodermbildung im Dotter keine Kerne vorfindet, sondern von der Blastodermverdickung aus Zellen in den Dotter hinabsteigen sieht, ähnlich wie dies früher schon dargestellt wurde (Fig. 363 und 364). Diese Zellen, welche sich im Dotter vertheilen, bilden das Entoderm. Durch weitere Verdickung der ventralen Gegend des Blastoderms entsteht das Mesoderm, so wie wir dies ebenfalls früher schon schilderten (pag. 572). Die uns als Cumulus primitivus bekannt gewordene ventrale Blastodermverdickung ist jedenfalls bei der Bildung dieser beiden Keimblätter von Bedeutung, denn sie tritt ebenso wie die (noch zu beschreibende) Ventralplatte vor der Differenzirung der Keimblätter auf (Kishinouye) und nicht nach derselben, wie Morin annahm (vgl. pag. 572).

Wenn wir die Bildung der Keimblätter auf das Blastoderm zurückführen, so ist damit gesagt, dass auch die Dotterzellen vom Blastoderm aus entstehen. Die Dotterzellen enthalten bei den Spinnen nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren die Anlagen des gesammten Entoderms, indem sie später das Epithel des Mitteldarmes aus sich hervorgehen lassen. Würden diese Zellen bei der Furchung im Dotter zurückbleiben, so müsste man den Vorgang der Blastodermbildung als eine Epibolie auffassen, was aber den Verhältnissen bei verwandten Formen widerspricht. Zudem werden bei den Scorpionen ebenfalls durch Einwucherung von Zellen an der ventralen Seite des Blastoderms die Keimblätter gebildet und das in Entstehung begriffene Entoderm nimmt in beiden Abtheilungen der Arachniden dieselbe Lagerung ein. Bei den Scorpionen gestaltet es sich zu einer regelmässigen Epithellage, so dass es als gesondertes Keimblatt nicht zu verkennen ist, doch treten auch hier einzelne Zellen in den Dotter hinein. Alles dies lässt uns die von

Morin und Kishinouye vertretene Auffassung der Keimblätterbildung (Fig. 363 *F*) als die richtige erscheinen. Trotzdem kann nicht in Abrede gestellt werden, dass die von Schimkewitsch und besonders von Balfour gegebenen Abbildungen auf früheren Stadien und in grösserer Entfernung von dem verdickten Theil des Blastoderms Dotterzellen erkennen lassen, von denen man eher annehmen möchte, sie seien noch von der Furchung her im Dotter zurückgeblieben und nicht von jenen verdickten Theilen des Blastoderms abgelöst. Sollte solches der Fall sein, so spricht dies trotzdem noch nicht gegen die hier vertretene Auffassung; wir haben es dann nur mit einzelnen Zellen zu thun, welche bei der Blastodermbildung keine Verwendung fanden und im Dotter zurückblieben. Vielleicht kommt diesen Zellen als Vitellophagen die Function der Nutzbarmachung des Dotters zu. Wir müssten dann annehmen, dass sie beim späteren Aufbau des Entoderms nicht mit verwendet werden, sondern wahrscheinlicher Weise bei dem allmählichen Schwinden des Dotters zu Grunde gehen, wie dies wohl auch bei den entsprechenden (Dotter-)Zellen der Insecten der Fall ist.

2. Die Ausbildung der äusseren Körperform.

Diejenigen Spinnen, welche bisher auf die Entwicklung ihrer äusseren Körpergestalt untersucht wurden, lassen erkennen, dass diese Vorgänge in recht übereinstimmender Weise verlaufen. Es ist eine ganze Anzahl von Spinnen, Agalena, Clubiona, Epeira, Theridium, Lycosa, Pholcus, welche daraufhin mehr oder weniger vollständig und alle zu wiederholten Malen studiert wurden. Trotzdem und obwohl sich eine ganze Reihe von Forschern mit diesem Gegenstand beschäftigte — wir nennen nur Herold, Claparède, Salensky, Balfour, Schimkewitsch, Locy und Kishinouye — so sind doch noch einige Punkte, besonders in den frühen Entwicklungsstadien, dunkel geblieben. Dies betrifft, wie wir gleich von vornherein bemerken wollen, zumal die erste Anlage des Embryos und das Auftreten der Segmentirung.

Zur Zeit, wenn das Blastoderm schon völlig oder doch grösstenteils ausgebildet ist, tritt (wahrscheinlich an der späteren Ventralseite) die hügelförmige Erhebung auf, der Cumulus primitivus, dessen Bedeutung schon früher erörtert wurde (pag. 572 u. ff.). Von ihm geht ein Streifen aus, welcher sich durch seine weissliche Färbung von dem übrigen Ei unterscheidet und von einer entsprechenden Verdickung des Blastoderms herrührt (Fig. 365 *A*, Claparède, Balfour). Schon Herold spricht von einem kometenförmigen Gebilde, welches in frühen Stadien an der Oberfläche des Spinneneies auftritt, und man möchte annehmen, dass ihm jener Streifen zusammen mit dem Cumulus primitivus zu diesem Vergleich Anlass gegeben habe (Fig. 365). Der Streifen verbreitert sich nämlich etwas an dem vom Primitivhügel abgewandten Ende, und diese Verbreiterung nimmt noch mehr zu, wenn die Verdickung des Blastoderms von dem Streifen aus sich nach den Seiten hin ausdehnt. Dieser Vorgang scheint Herold zu einem Vergleich mit dem Schwanz eines Kometen geführt zu haben.

Wenn wir von einer Ausbreitung der Blastodermverdickung vom Streifen aus nach den Seiten hin sprachen, so ist damit gesagt, dass wir den Streifen selbst wie den Primitivhügel als eine Verdickung des Blastoderms ansehen, welche durch eine stärkere Vermehrung der Zellen an dieser Stelle entstanden ist. Nach der von Salensky gegebenen Dar-

stellung soll vor dem Cumulus primitivus eine Einsenkung auftreten, welche sich bald wieder schliesst und von ihm als Blastoporus angesehen wird. Wir sind geneigt, jener Zellenverdickung des Blastoderms eine ähnliche Bedeutung zuzuschreiben, worauf auch schon früher bei Besprechung der Keimblätterbildung hingewiesen wurde. Wir nehmen somit an, dass der Primitivhügel am späteren Hinterende liegt und von hier aus jener Streifen nach vorn verläuft. Seine Lage bezeichnet demnach die Ventralfläche. Diese giebt sich in einem etwas späteren Stadium zweifellos als solche zu erkennen, indem die Zellverdickung sich weiter verbreitet und schliesslich in einem Bezirk ungefähr von der Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks auch äusserlich am Ei deutlich zum Ausdruck kommt (Fig. 365 *C*). Letzteres scheint in der Weise aufzutreten, dass zuerst die an seiner Basis gelegenen Parthien (Fig. 365 *B*) und sodann erst allmählich die gegen die Spitze zu gelegenen Theile hervortreten. Die Basis des Dreiecks entspricht der Anlage der Scheitellappen, die Spitze dem Hinterende des Embryos. In letzterer Gegend

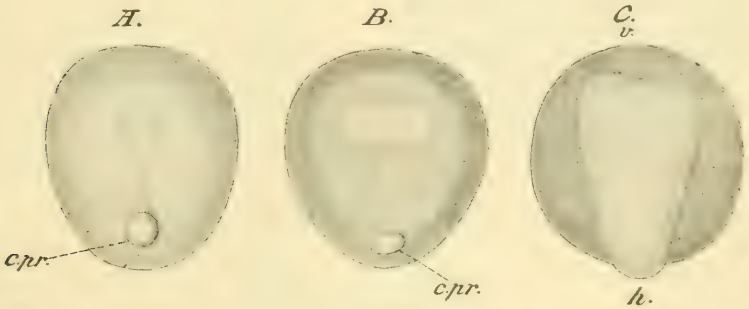


Fig. 365. *A—C* drei frühe Stadien aus der Entwicklung des Spinnenembryos, um die ersten Anlagen desselben zu zeigen (*A* und *B* von Agalena labyrinthica nach Balfour, *C* von Theridium nach Morin).
Alle drei Bilder geben Oberflächenansichten des Eies.
c.pr Cumulus primitivus, *h* hinten, *v* vorn.

würde nach dieser Darstellung der Cumulus primitivus zu suchen sein (Fig. 365 *B*), und jener zuerst aufgetretene Streifen, der vom Primitivhügel ausgeht (Fig. 365 *A*), würde danach die Längsaxe des Embryos bezeichnen. Das ganze dreieckige Gebilde repräsentirt somit den Keimstreifen oder die sog. Bauchplatte.

Es muss erwähnt werden, dass die vorstehend geschilderten Vorgänge der ersten Anlage des Embryos nicht völlig verbürgt erscheinen; sie wurden hier so dargestellt, wie sie nach den Angaben der Autoren (Claparède, Balfour, Morin) die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Die Bildung von Embryonalhüllen, wie sie für die Scorpione beschrieben wurde (pag. 539), findet bei den Spinnen nicht statt. Die von Bruce am Kopf der Spinnenembryonen beschriebene Amnionfalte dürfte wohl auf eine Verwechslung mit der Einfaltung zurückzuführen sein, welche bei der Bildung des Gehirns stattfindet. Ueber die Bildung cuticularer Larvenhäute bei den Spinnen soll weiter unten (pag. 587) noch gesprochen werden.

Ungefähr zu der Zeit, wenn die von den Autoren als Bauchplatte bezeichnete Anlage des Keimstreifens zur Ausbildung kommt (Fig. 365, *A—C*),

soll das Ei an dieser Seite eine Abplattung erfahren, doch erscheint in wenig späteren Stadien die Ventralfläche des Embryos stark gewölbt (Fig. 366 u. 367 *A*), sei es nun, dass die Abplattung wieder verstreicht oder überhaupt nicht diese Gegend betroffen hatte. Bei Pholcus erscheint eher die dorsale Parthie abgeplattet (Fig. 367 *A* u. *B*), und Claparède spricht davon, dass sich auf diese Weise das Vorder- und Hinterende einander mehr nähern.

Die Segmentirung des Keimstreifens macht sich in der Weise geltend, dass einige Querfurchen auftreten, welche einen umfangreichen vorderen und hinteren Abschnitt, sowie mehrere dazwischen liegende Segmente zur Sonderung bringen (Fig. 366). Diese Abschnitte erscheinen zuerst nur sehr undeutlich, und es konnte nicht sicher festgestellt werden, welchen Teilen des Körpers sie entsprechen. In dem jüngsten segmentirten Stadium, welches sich einigermassen sicher erkennen liess, sind ausser dem umfangreichen vorderen und hinteren Abschnitt drei Segmente vorhanden (Fig. 366, Salensky, Balfour, Locy, Lendl). Es scheint, dass dieselben den ersten drei Brustsegmenten entsprechen.

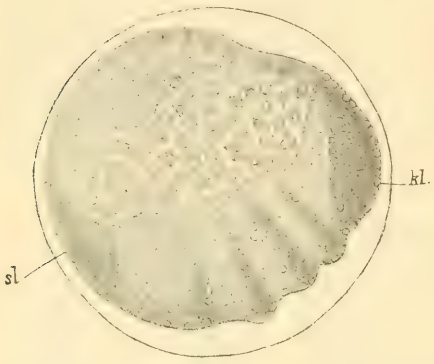


Fig. 366. Ei mit dem im Stadium der beginnenden Segmentirung befindlichen Embryo von Clubiona incompta (nach Salensky).

kl Kopflappen, *sl* Schwanzlappen, dazwischen einige in der Anlage begriffene Körpersegmente. Die ausser dem Bereich des Keimstreifens befindlichen grösseren Zellen sollen Blastodermzellen darstellen, die hier weniger dicht gelagert sind (Salensky).

Nach Locy's Darstellung müsste man jedoch annehmen, dass die drei mittleren Segmente dem zweiten, dritten und vierten Brustsegment angehören. Er stellt den Beginn der Segmentirung so dar, dass sich zuerst das vierte, darauf das dritte, zweite, erste Brustsegment, sodann das Segment der Pedipalpen und Cheliceren sondern. Es würde somit die Differenzirung dieser Segmente von hinten nach vorn erfolgen, was dem gewöhnlichen Verhalten der segmentirten Formen widerspricht. Im Ganzen hat diese Auffassung einige Aehnlichkeit mit der von Metschnikoff für die Scorpione vertretenen, wonach sich deren Embryonen zunächst in drei Abschnitte gliedern sollen. Der vorderste derselben entspräche dem Kopfabschnitt, der hintere dem Telson mit den noch nicht differenzirten Segmenten des Postabdomens, und aus der mittleren Parthie gingen die übrigen Segmente des Körpers hervor (pag. 541).

Wir können bezüglich dieser und der sogleich folgenden, auf die Reihenfolge in der Segmentbildung bezüglichen Ausführungen die Bemerkung nicht unterdrücken, dass sich wohl bei weiterer Untersuchung dieser und jener Irrthum der verschiedenen Autoren herausstellen wird. Die Orientirung an Spinnenembryonen dieser Stadien ist, wie wir aus eigener Erfahrung bestätigen können, eine recht schwierige. Dies zeigt schon ein Blick auf die Abbildungen Fig. 365—367. Bezüglich der Fig. 366 (nach Salensky) dürfte nicht feststehen, ob die von ihm gewählte und hier acceptirte Orientirung die richtige ist. Ebensowenig ist die Bedeutung der drei mittleren und des vierten sich ausbildenden Segmentes sicher.

Die Segmente der Pedipalpen und Cheliceren sollen nach den ziemlich übereinstimmenden Angaben der Autoren erst später als die vier Brustsegmente zur Anlage kommen. Wie der hintere Abschnitt des erst aus fünf Abtheilungen bestehenden Embryos eine Summe von Segmenten in sich fasst, so würde auch der vordere Abschnitt ausser dem Kopftheil noch die Segmente der Cheliceren und Pedipalpen enthalten. Eine durchgehende Sonderung der Körpersegmente von vorn nach hinten findet demnach nicht statt. Auf dem Stadium, in welchem ausser dem Kopf- und Schwanztheil eine Anzahl von Segmenten vorhanden ist (Fig. 367 *A* und *B*), erscheinen die vier hinteren immer weit besser ausgebildet

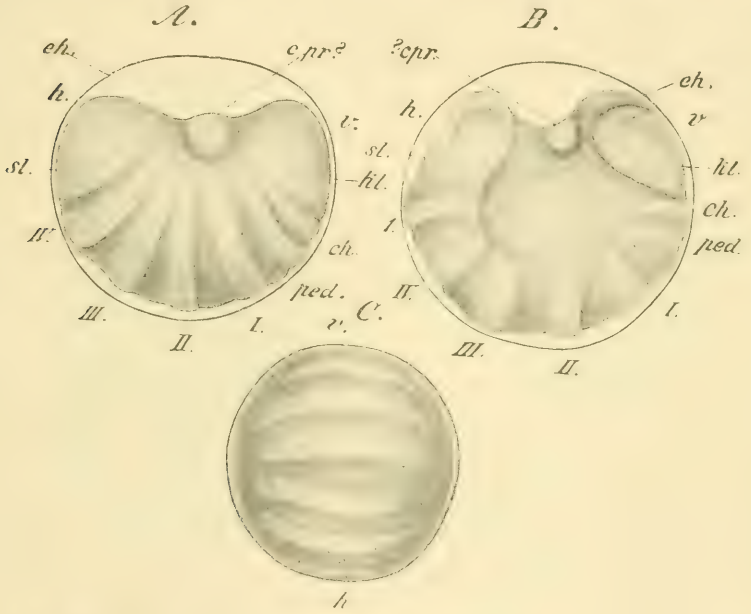


Fig. 367. *A—C* verschiedene Stadien der segmentirten, aber noch nicht mit Extremitäten versehenen Embryonen, *A* und *B* von Pholcus opilionides, *C* von einer Clubiona (nach Claparède).

A und *B* von der Seite, *C* von der Bauchfläche gesehen.

ch Chelicerensegment, *c.pr* Cumulus primitivus (?), *eh* Eihaut, *h* hinten, *kl* Kopflappen, *ped* Pedipalpensegment, *I—IV* Thoraxsegmente, *1* erstes Abdominalsegment, *sl* Schwanzlappen, *v* vorn.

und deutlicher abgesetzt, als die beiden vorderen. Balfour, Schimkewitsch und Locy geben Abbildungen dieses Stadiums von Agalena, auf welchen das Chelicerensegment noch mit dem Kopftheil vereinigt oder eben erst in der Abtrennung begriffen ist. In welcher Reihenfolge die Differenzirung der Brustsegmente vor sich geht, ist aus diesen Darstellungen leider nicht zu erkennen; nur von dem hintersten (dem vierten) scheint es, als ob es nach den anderen entstände. Die Abdominalsegmente trennen sich in der gewöhnlichen Reihenfolge von vorn nach hinten vom Schwanztheil ab.

Mit beginnender Gliederung des Keimstreifens dehnt sich derselbe weiter über das Ei aus: nicht nur, dass sein Vorder- und Hinterende mehr gegen die Dorsalseite hin auswachsen, auch nach beiden Seiten

verbreitet sich der Keimstreifen und kann so bei einigen Formen, z. B. bei Pholcus, den grössten Theil der Oberfläche des Eies einnehmen (Fig. 367 *A*). Von der Ventralfläche gesehen, erscheint der Keim jetzt in Querbänder zerlegt, welche über diese ganze Fläche des Eies hinwegziehen (Fig. 367 *C*). Die Segmente erscheinen ziemlich schmal und wie durch breite Querfurchen getrennt. Wir möchten das Bild etwa mit einer zusammengerollten Assel vergleichen, die man vom Rücken betrachtet. Dieser Zustand erhält sich aber nicht lange, sondern es tritt von den Seiten her eine Contraction der Embryonalanlage ein, vermöge deren sich der Keimstreifen wieder an die Ventralfläche zurückzieht (Fig. 367 *B*) und nunmehr hier in Form eines segmentirten Bandes gelegen ist. Das Kopf- und Schwanzende behalten dabei ihre Lage bei, so dass beide einander stark genähert erscheinen und der Keimstreifen eine starke Krümmung nach der Dorsalseite aufweist (Fig. 367 *B*). Bei denjenigen Formen, bei welchen der Keimstreifen in frühen Stadien keine so starke Verbreitung über das Ei besitzt, wie z. B. bei Agalena, rücken erst jetzt Kopf- und Schwanzende weiter gegen die Dorsalfläche vor und nähern sich einander.

Der Keimstreifen erfährt eine Veränderung seiner Gestalt dadurch, dass der Kopftheil sich verbreitert und eine bilaterale, zweilappige Form annimmt, sowie weiterhin dadurch, dass von dem ebenfalls verbreiterten Schwanztheil sich die Abdominalsegmente abgliedern. Die Zahl derselben kann bis zu zwölf ausser dem Telson fortschreiten, wie dies nach Schimkewitsch bei Pholcus der Fall ist. Der Hinterleib der Spinnen zeigt somit bei den Embryonen eine reiche Gliederung, welche zu dem Verhalten der ausgebildeten Thiere in strictem Gegensatz steht. Die vollständige Gliederung des Hinterleibes tritt erst in späteren Stadien ein; zuvor machen sich noch andere wichtige Veränderungen am Keimstreifen bemerkbar. Von ihnen ist zunächst das Auftreten einer Längsfurche in der ventralen Mittellinie hervorzuheben (Fig. 370 *A*), welche dadurch veranlasst wird, dass das an der Ventralfläche gelegene Mesoderm sich in zwei Bänder theilt, die von der Mittellinie weg in mehr seitliche Lage rücken. Durch diesen Vorgang wird der Keimstreifen in zwei symmetrische Hälften getheilt (Fig. 370 *A* und *B* und Fig. 368), welche soweit von einander getrennt werden können, dass der Dotter sich zwischen ihnen vorwölbt, so z. B. bei Agalena nach Balfour (Fig. 371 pag. 584). Vorn an den Scheitellappen, sowie am Schwanzende stehen jedoch beide Hälften des Keimstreifens im Zusammenhang (Fig. 370 *A* und *B* und Fig. 368).

Noch lange bevor die Trennung des Keimstreifens so weit vorgeschritten war, traten die Anlagen der Gliedmaassen auf, und zwar zuerst diejenigen der vier Gangbeinpaare, welche in einiger Entfernung von der Medianrinne als leichte Erhebungen angelegt wurden (Fig. 370 *A*, *3—6*). Ihnen folgt als eine entsprechende Bildung die Anlage der Pedipalpen (Fig. 370 *A*, *2*) und etwas später diejenige der Cheliceren (*1*). Desgleichen entstehen an den vier ersten Abdominalsegmenten entsprechende Anlagen von Extremitäten (Fig. 370 *A*, *a* und Fig. 369), so dass also das Abdomen des Embryos nicht nur eine ungleich reichere Gliederung zeigt als dasjenige des ausgebildeten Thieres, sondern auch an einer Anzahl seiner Segmente Extremitätenanlagen besitzt. Wir finden in dieser Beziehung eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Scorpione, welche ebenfalls an den vorderen Abdominalsegmenten Extremitäten aufweisen (pag. 542). Eine

weitere Uebereinstimmung der Spinnen mit den Scorpionen tritt auch darin hervor, dass der hintere Theil des Abdomens sich nach vorn umschlagen kann, wie es das Postabdomen der Scorpione beim Embryo thut. So verhält sich z. B. Pholcus (Fig. 368), wie schon Claparède zeigte und nach ihm Emerton, Schimkewitsch und Morin bestätigten.

Ziemlich allgemein findet man angegeben, dass die ersten vier Abdominalsegmente die provisorischen Anhänge tragen (Balfour, Locy etc.). Auch aus der mit Hilfe der neueren Methoden ausgeführten Arbeit von Morin lässt sich nichts Anderes erkennen, obwohl schon Salensky von einem ersten anhanglosen Segment gesprochen hatte und Schimkewitsch sich dieser Auffassung anschloss. Aehnliches wie aus den Angaben der beiden letzteren Autoren ist auch aus den Notizen und Abbildungen von

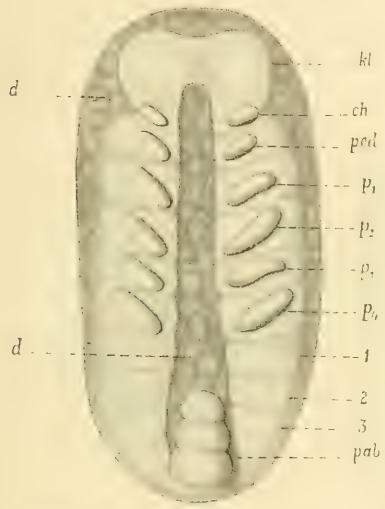


Fig. 368. Embryo von Pholcus opilionides, in der Ebene liegend gedacht (nach Claparède).

ch Cheliceren, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *ped* Pedipalpen, p_1—p_4 erstes bis viertes Beinpaar, *1—3* die ersten Abdominalsegmente, *pab* der hintere nach vorn umgeschlagene Theil des Abdomens.

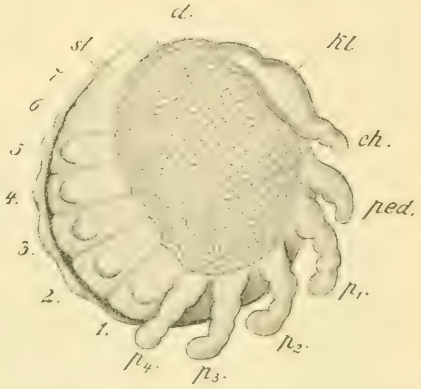


Fig. 369. Embryo einer nicht näher bestimmten Spinne, um die dorsale Krümmung des Keimstreifens und die Anlage der Abdominalextremitäten zu zeigen (Original).

ch Cheliceren, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *ped* Pedipalpen, p_1—p_4 Gangbeine, *1—7* Abdominalsegmente, an denen bei den fünf ersten die provisorischen Extremitäten sichtbar sind, *sl* Schwanzlappen.

Bruce zu entnehmen, welche nach dem Tode dieses Forschers veröffentlicht wurden (No. 54). An Embryonen einer nicht näher bestimmten Spinne vermochten wir uns leicht von dem Vorhandensein eines ersten Abdominalsegmentes zu überzeugen (Fig. 369 *1*). Dasselbe ist ganz ebenso deutlich ausgeprägt wie die folgenden Segmente und zeigt die Andeutung einer Abdominalextremität[1]). Uebrigens besitzt auch die mehrfach untersuchte Agalena das betreffende Segment und der Embryo zeigt in einem Stadium, welches ungefähr der Fig. 369 entspricht, an demselben die Andeutung eines Extremitätenrudimentes. Allerdings ist

[1]) Auch aus den Angaben zweier neuerer Untersucher der Spinnenentwicklung, Jaworowski (No. 5) und Kishinouye (No. 62) geht hervor, dass vor demjenigen Segment, welches die erste grössere Abdominalextremität trägt und welches gewöhnlich für das erste gehalten wurde, noch ein Segment gelegen ist. Einen Anhang fanden die genannten Autoren an diesem Segment aber nicht auf. Dass ein solcher vorhanden sein kann, wurde oben beschrieben und abgebildet.

das letztere bei Agalena nur sehr schwach (weniger als in Fig. 369) entwickelt und schwindet schon sehr bald wieder. Aehnlich verhalten sich auch andere Spinnen in Bezug auf das Vorhandensein des betreffenden ersten Abdominalsegmentes (Korschelt).

Auf den ersten Abdominalanhang folgen vier weitere Anhänge, welche den bisher bekannten entsprechen (*2—5*). Endlich glaubten wir bei der abgebildeten Form noch einen weit schwächer ausgeprägten Anhang am sechsten Segment zu erkennen. Wir würden darauf kein Gewicht legen, da der sechste Anhang nicht deutlich genug hervortrat, wenn nicht aus Abbildungen Claparède's und Emerton's zu erkennen wäre, dass bei anderen Spinnen (Clubiona und Pholcus) das sechste provisorische Extremitätenpaar ganz klar ausgeprägt ist. Dieses Auftreten von sechs Paar Abdominalextremitäten ist deshalb von Wichtigkeit, weil dadurch die Spinnen in grössere Uebereinstimmung mit den Scorpionen gebracht werden. Dies geht zumal aus dem weiteren Schicksal der provisorischen Anhänge hervor (vgl. pag. 587).

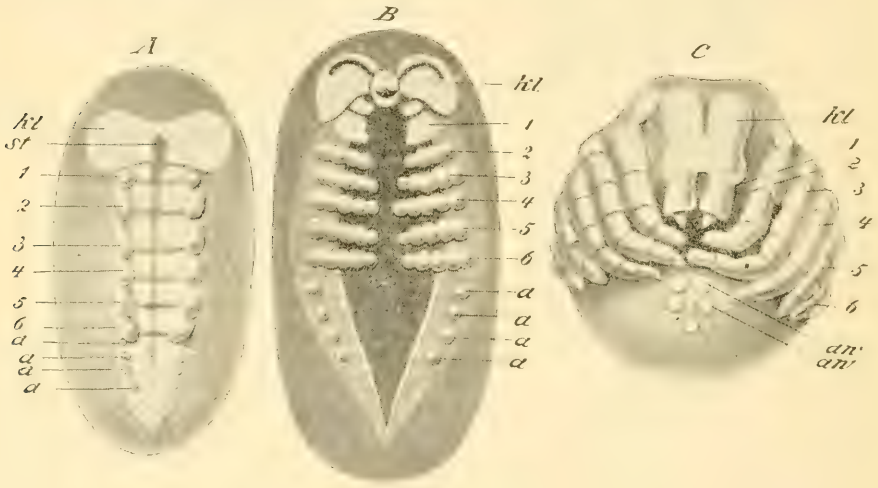


Fig. 370. *A—C* verschiedene Stadien des Embryos von Agalena labyrinthica (nach Balfour, aus Lang's Lehrbuch). *A* und *B* in der Ebene liegend gedacht. Zwischen *6* und a muss man das erste Abdominalsegment von ziemlicher Breite ergänzen.
a Abdominalanhänge, *aw* Spinnwarzen, *kl* Kopflappen (in *B* mit der halbmondförmigen Einsenkung; zwischen beiden Hälften des Kopflappens der Mund, umgeben von Ober- und Unterlippe), *st* Stomodaeum, *1* Cheliceren, *2* Pedipalpen, *3—6* Beinpaare.

Das erste Abdominalsegment scheint bei manchen Arten schon frühzeitig eine Rückbildung zu erfahren. Balfour's Abbildungen von Agalena lassen nichts davon erkennen (Fig. 370 *A* und *B*), ebenso einige Figuren von Locy, welcher eine andere Art derselben Gattung untersuchte. Aus anderen Figuren des letzteren Autors ist allerdings bereits mit ziemlicher Sicherheit das Vorhandensein dieses Segmentes bei derselben Art zu entnehmen (Fig. 372 *A*). Von anderen Autoren wird ebenfalls das erste beintragende, also das zweite Abdominalsegment für das erste angesehen, doch ist es in Wirklichkeit das zweite, und wir werden dementsprechend die Segmente zählen.

Die zunächst an dem Embryo sich vollziehenden Veränderungen lassen sich am besten an dem in der Ebene ausgebreiteten Keimstreifen (Fig. 370 *A u. B*) einer Agalena erkennen. Die auffälligsten derselben bestehen im Auftreten der Gliederung an den Extremitäten des Cephalo-

thorax. Vom Basalglied der Pedipalpen spaltet sich durch eine Längsfurche nach vorn ein Theil ab, welcher die Kaulade liefert, während der übrig bleibende, weit längere und gegliederte Abschnitt den eigentlichen Palpus darstellt (Schimkewitsch). Nur die Cheliceren lassen vorläufig noch wenig von einer Veränderung erkennen, doch folgen auch sie bald in der Gliederung nach. Dagegen ist vor ihnen eine Neubildung aufgetreten, nämlich das Stomodaeum (*st*). Zwischen den Kopflappen und mehr am hinteren Rande derselben macht sich eine Vertiefung bemerkbar, welche anfangs eine Grube, später ein sackförmiges, nach aussen offenes Gebilde (Fig. 375 *m* u. *cd* pag. 590), die Anlage des Vorderdarms darstellt. In der Umgebung des Mundes treten nach Schimkewitsch zwei paarige Bildungen auf: zwei kleine Höcker, welche vorn neben den Mundöffnungen liegen und wohl den Antennen Croneberg's entsprechen (pag. 636), vereinigen sich dicht vor dem Mund zur Bildung der unpaaren Oberlippe oder des Rostrums. Zwei ganz ähnliche Höcker sollen auch hinten an der Mundöffnung liegen und, indem sie ebenfalls mit einander verschmelzen, eine Art von Unterlippe liefern. Beide Gebilde, die stärkere Oberlippe und die schwächere Unterlippe, von denen jene einen vorderen, diese einen hinteren Halbkreis bildet, umschliessen zusammen die Mundöffnung (Fig. 370).

Eine halbmondförmige Furche, welche an den Scheitellappen auftritt (Fig. 370 *B*) und wie bei den Scorpionen mit der Bildung des Gehirns und der Augen im Zusammenhang steht, vollendet die charakteristische Gestaltung dieses Stadiums.

Bisher zeigte der Embryo eine starke dorsale Krümmung, vermöge deren sich sein Kopf- und Schwanzende beinahe berührten (Fig. 369). An der Rückenfläche ist demnach auf diesem Stadium nur eine kleine Parthie des Dotters vom Keimstreifen unbedeckt. Dies ändert sich aber in den nun folgenden Entwicklungsstadien, welche dadurch charakterisirt sind, dass der Embryo aus der dorsalen allmählich in eine ventrale Krümmung übergeht. Wir bezeichnen diesen Process als Umrollung.

Die **Umrollung des Embryos** beruht hauptsächlich darauf, dass sich der Keimstreif verkürzt und die bisher gänzlich zurückgebliebene Rückenfläche nunmehr zur Ausbildung gelangt (Balfour). Dadurch wird der bisher so weit dorsal und nach vorn gelagerte Schwanzabschnitt zurückgedrängt (Fig. 372 *A*), und es würde dieser Vorgang bei weiterem Fortschreiten ohne Weiteres zu einer ventralen Einkrümmung des gesammten Embryos führen, wenn nicht der voluminöse Nahrungsdotter vorhanden wäre. Durch diesen ist offenbar der auffallende Modus des Umrollungsprocesses bedingt, der zunächst mit einem stärkeren Auseinanderweichen der beiden Hälften des Keimstreifens beginnt.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass in der ventralen Mittellinie des Keimstreifens eine Furche auftritt (Fig. 370 *A*), welche sich allmählich mehr verbreitert (Fig. 368 u. 370 *B*). Diese Verbreiterung wird eine noch stärkere beim Beginn des Umrollungsprocesses, woraus folgt, dass die mittleren Parthien der beiden Keimstreifhälften mehr gegen die Dorsalseite rücken, der Dotter aber zwischen ihnen an der Ventralseite vorgedrängt wird und auf diese Weise eine Art von ventralem Dottersack bildet (Barrois, Balfour). Dieser Dottersack kann noch bedeutend umfangreicher werden, als man dies aus der Fig. 373 *A* von Agalena erkennt, bei welcher Form die vorher über einander gekreuzten Extremitäten der beiden Seiten jetzt beiderseits am Dottersack gelagert ziemlich weit von einander abstehen (Fig. 371 und 373 *A*). Bei Epeira umklammern die Extremitäten den Dottersack in ähn-

licher Weise und der ganze Embryo dieser Form, welcher an der Dorsalfläche bereits früher ausgebildet zu werden scheint, krümmt sich um den an seiner Ventralseite gelegenen mächtigen Dottersack herum (Barrois).

Indem bei der allmählichen dorsalen Verlagerung der beiden Hälften des Keimstreifens auch das Zurückweichen des Hinterendes von der Dorsalfläche weitere Fortschritte macht, so ergiebt sich daraus von selbst, dass die vorherige dorsale Krümmung des Embryos allmählich in eine ventrale übergehen muss (Fig. 372 u. 373). Jedenfalls findet dabei eine Verkürzung des Keimstreifens statt (Locy). Die Vergrösserung des vom Keimstreifen unbedeckten Theiles der Rückenfläche erstreckt sich hierbei in der Richtung der Längsaxe, denn ein Vergleich der Figuren 369 u. 372 ergiebt, dass diese Fläche durch das seitliche Vorrücken der beiden Keimstreifenhälften nach der Dorsalseite in der Querrichtung an Ausdehnung verloren hat.

Das Ende des Umrollungsprocesses ist dann erreicht, wenn das Abdomen nach vorn umgeschlagen ist (Fig. 370 *C*), also die entgegengesetzte Krümmung von derjenigen zeigt, die es vorher besass. Bei Agalena, auf welche Form sich diese Darstellung hauptsächlich bezieht, ist mit dem Umrollungsprocess gleichzeitig eine starke Reduction der hinteren Abdominalsegmente verbunden (Fig. 373). Dieselben heben sich übrigens bei Beginn des Umrollungsprocesses etwas vom Dotter ab, so dass der Schwanz des Embryos einen dem Dotter lose aufliegenden Zipfel bildet (Locy). Diese Einrichtung mag wohl die Umrollung des hintersten Körperabschnittes erleichtern, und durch sie wird ein solches Verhalten, wie es Epeira zeigt, leichter verständlich. Bei dieser Form scheint das Postabdomen erst später zur Rückbildung zu gelangen.

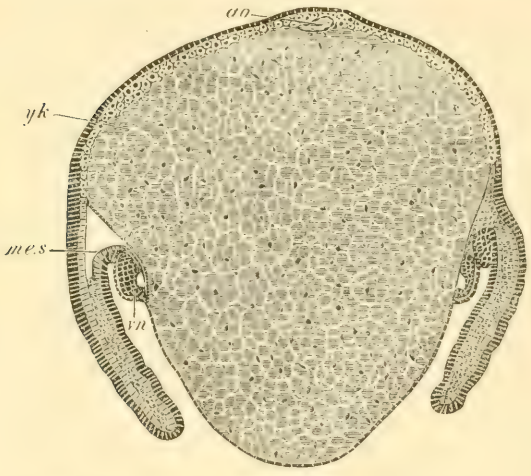


Fig. 371. Querschnitt durch die Brustregion eines Embryos von Agalena labyrinthica im Stadium der Fig. 373 *A* (nach Balfour).

Der Schnitt ist durch die stärkste Vorragung des ventralen Dottersacks geführt. *ao* Aorta, *mes* Mesoderm (Ursegment), welches beiderseits bis an die dorsale Mittellinie vordringt, *vn* Bauchmark, *yk* Dotter mit Dotterzellen.

Barrois (No. 48) beschreibt ein Entwicklungsstadium dieser Spinne, in welchem der ventral gekrümmte und dem Dottersack aufliegende Embryo ausser den vier beintragenden Abdominalsegmenten noch mindestens sechs (vielleicht auch acht) weitere Segmente aufweist. Die frühe Ausbildung der Rückenseite des Abdomens, welche hier stattgefunden hat, ist durch jene Abhebung vom Dotter leichter verständlich. Uebrigens tritt bei diesem Verhalten von Epeira die Verlagerung des Dotters von der dorsalen nach der ventralen Seite in besonders auffälliger Weise hervor. Der Embryo selbst mit seinem langen Abdomen, dessen vorderen Segmente breit, dessen

hinteren Segmente schmal sind, zeigt einen scorpionähnlichen Habitus, falls wir uns auf die von Barrois gegebene Darstellung verlassen dürfen.

Barrois bildet das besprochene Entwicklungsstadium sowohl in dorsaler Ansicht, wie auch im Profil so deutlich ab, dass man an und für sich an der von ihm gegebenen Darstellung nicht zweifeln sollte, würde nicht von anderer Seite in Abrede gestellt, dass die von Barrois beschriebene dorsale Segmentirung wirklich vorhanden wäre (Schimkewitsch No. 12 b u. 72).

Die reiche Gliederung des Abdomens, welche sich bis auf zehn, vielleicht sogar bis auf zwölf Segmente erstreckt und somit dem Embryo vor (oder vielleicht auch kurz nach der Umrollung, wie bei Epeira) einen von dem Habitus des Spinnenkörpers ganz abweichenden Charakter verleiht, geht dadurch verloren, dass die vorderen Abdominalsegmente, besonders diejenigen, welche die Extremitätenrudimente tragen, eine starke Ausbildung gewinnen, die anderen dagegen zurücktreten. Das lässt sich bei Agalena schon auf einem frühen Stadium während der Umrol-

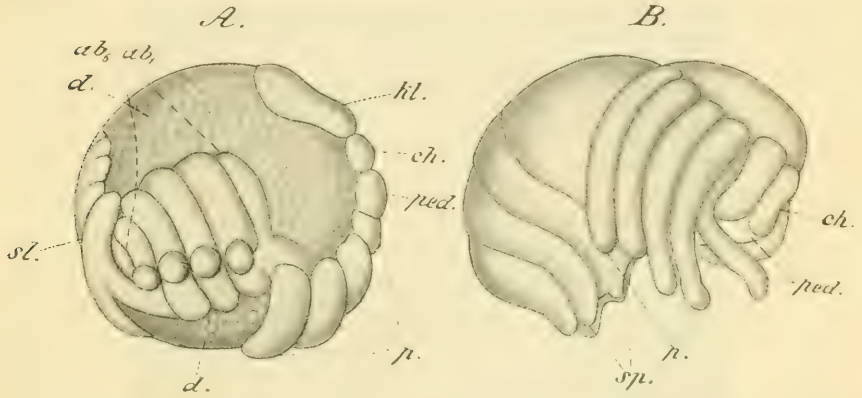


Fig. 372. *A* und *B* ältere Embryonen von Agalena naevia, von denen der erste sich im Stadium der Umrollung befindet, der andere am Ende derselben und kurz vor dem Ausschlüpfen steht (nach Locy).

Der Embryo in *A* ist etwas schräg von hinten gesehen.

ab_1—ab_6 die ersten Abdominalsegmente, wovon vier die provisorischen Extremitäten tragen, *d* Dotter, *ch* Cheliceren, *ped* Pedipalpen, *p* die vier Gangbeine der rechten Seite, *kl* Kopflappen, *sl* Schwanzlappen, *sp* Spinnwarzen (provisorische Abdominalanhänge).

lung beobachten, und zwar sollen nach Locy's Darstellung die vorderen Abdominalsegmente besonders rasch gegen die Dorsalfläche vorwachsen. Die Fig. 372 *A*, welche dieses Verhalten illustrirt, zeigt den Embryo nicht ganz von der Seite, sondern etwas von hinten gesehen, so dass die vorderen Abdominalsegmente beider Seiten im Vorwachsen gegen den Rücken zu erkennen sind. Dazwischen legt sich der dorsal gekrümmte Schwanzabschnitt (*sl*) und auf der Bauchseite tritt in dieser Gegend schon der Dottersack vor (*d*). An den Abdominalsegmenten, welche die grösseren Extremitätenrudimente tragen, sind diese noch deutlich zu erkennen (ab_2 bis ab_5). Aus dieser Figur geht übrigens recht deutlich das schon früher betonte Vorhandensein eines vor dem ersten deutlichen provisorischen Anhang gelegenen Abdominalsegmentes hervor (ab_1). Dasselbe nimmt ebenfalls an dem Wachsthum nach der Dorsalseite theil, ebenso wie das auf das letzte beintragende Segment folgende. Aus der betreffenden Figur, sowie auch besonders aus den folgenden von Locy gegebenen scheint uns

ferner zu entnehmen, dass die Segmentirung der Dorsalseite in diesem Theil des Körpers eine echte Segmentirung ist, dass also auch die von Barrois beobachtete Gliederung der Dorsalseite des Kreuzspinnenembryos entsprechend aufzufassen sein würde. Es scheint uns nicht ohne Werth, dies hervorzuheben, da gerade der Embryo von Epeira noch in späteren Stadien eine so charakteristische Gestaltung darbietet. Die äussere Segmentirung ist der Ausdruck der gegen den Rücken hin sich verbreitenden Ursegmente, die bei den Spinnen in ganz ähnlicher Weise durch Gliederung des Mesodermstreifen auftreten wie bei den Scorpionen (vgl. pag. 555 u. 612).

Die weitere Ausbildung der äusseren Körpergestalt ist ausser dem schon besprochenen Zurückweichen des Schwanzabschnittes bedingt durch die Vereinigung der beiderseitigen Segmenthälften in der Mittellinie des Rückens. Während dieses Vorganges zieht sich die Hauptmasse des

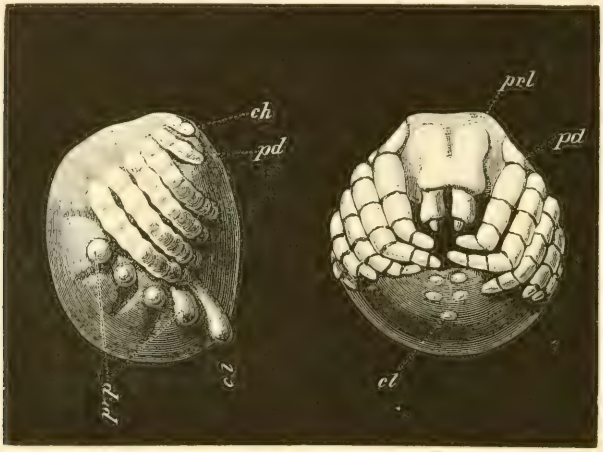


Fig. 373. *A* und *B* zwei ältere Embryonen von Agalena labyrinthica nach Balfour).

A Embryo von der Seite gesehen, mit der grossen, ventralen Dottervorragung. Der Winkel, den die beiden Linien bilden, welche man durch die Ursprungsstellen der bleibenden und der provisorischen Anhänge legen kann, bezeichnet den Grad der ventralen Krümmung. *B* Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Das Abdomen, welches seine bleibende Form noch nicht ganz erlangt hat, ist der Bauchseite des Thorax angedrückt.

ch Cheliceren, *cl* Schwanzlappen, *pd* Pedipalpen, *pr.l* Scheitellappen, *pr.p* Provisorische Anhänge.

Dotters in das Abdomen zurück, und so kommt es, dass Cephalothorax und Abdomen sich nunmehr von einander absetzen (Fig. 372 *B*). Die Rückenparthie des ersteren ist nur wenig umfangreich und lässt keinerlei Segmentirung erkennen.

Der Kopfabschnitt hat eine ziemlich starke Veränderung erlitten, indem die Scheitellappen gegenüber ihrem früheren Umfang verhältnissmässig zurücktreten (Fig. 372 u. 373). Die Cheliceren geben ihre postorale Lagerung auf und rücken vor den Mund (Fig. 373 *B*). Zwischen ihnen hatte sich die schon früher erwähnte Oberlippe, das sog. Rostrum, gebildet.

Wie am Rücken eine Vereinigung der beiderseitigen Segmenthälften erfolgte, so geschieht dies auch an der Bauchfläche, nachdem die durch Verdickung des inneren Randes der Keimstreifhälften entstandenen Bauchnervenstränge abgelöst und in's Innere einbezogen wurden. Wie erwähnt sind es die vorderen Abdominalsegmente, welche durch ihr starkes Wachsthum den umfangreichen kugligen Hinterleib der Spinne entstehen lassen. Wir möchten sie dem Präabdomen der Scorpione vergleichen. Die dem Postabdomen der letzteren vergleichbaren hinteren Segmente werden jedoch entweder gänzlich oder doch grösstentheils zurückgebildet. Der langgestreckte Hinterleib des Embryos weicht also dem gedrungenen Abdomen, welches wir vom ausgebildeten Thier kennen.

Von Wichtigkeit ist noch das bisher unbeachtet gelassene Schicksal der abdominalen Anhänge. Wie die Fig. 373 *A* erkennen lässt, sind dieselben in ihrer Anlage den thoracalen Extremitäten ganz ähnlich; während diese aber wachsen und sich gliedern, nehmen sie eher an Umfang ab und erscheinen knopfförmig. Bei der Umrollung und auch nach derselben behalten sie die gleiche Gestalt und Lage bei (Fig. 372 und 373 *A*). Dann aber beginnt mit ihnen eine Veränderung. An der Basis der Extremitäten des zweiten Segments stülpt sich das Ectoderm zur Bildung der Lungensäcke ein. Das gleiche Verhalten lernten wir bereits bei den Scorpionen kennen. Wie schon erwähnt, hielt man bisher das erste beintragende Segment ziemlich allgemein auch für das erste Abdominalsegment. Mit dem sicheren Nachweis eines vor demselben gelegenen Segmentes wird eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Scorpione hergestellt. Dieses Segment, welches ebenfalls Andeutungen von Extremitätenanlagen besitzt (Fig. 369 *1*), entspricht dem Genitalsegment der Scorpione, und in seinen Höckern erkennt man deren Genital-Operecula. Dieselben treten auch bei den Scorpionen weniger hervor als die folgenden Anhänge. Das zweite Segment liefert bei den Scorpionen die Kämme. Dies sind den Scorpionen specifisch zukommende Gebilde. Wenn dasjenige Segment, welches bei den Scorpionen die Kämme trägt, bei den Spinnen Lungen zur Ausbildung bringt, so wird dies im Hinblick auf das Verhalten des Limulus verständlich, bei welcher Form das betreffende Segment Kiemen trägt.

Die Abdominalanhänge des dritten Segmentes sollen zu Grunde gehen, während sich die des vierten und fünften Segmentes zu Spinnwarzen umwandeln (Fig. 372 u. 373) (Salensky, Locy, Morin). Auf diesen Warzen entstehen in Form von Ectodermeinstülpungen die Spinndrüsen (Fig. 388 *spw*, pag. 615). Wenn wir es in den Spinnwarzen mit rudimentären Extremitäten zu thun haben, so werden wir die Spinndrüsen für eine Art von Cruraldrüsen halten müssen, die einen ähnlichen phylogenetischen Ursprung haben dürften, wie die entsprechenden Gebilde des Peripatus, der Myriopoden und Insecten.

Am letzten Abdominalsegment entsteht zur Zeit der Umrollung des Embryos, wenn das Postabdomen schon in Rückbildung begriffen ist, als eine Ectodermeinsenkung der After.

Wenn die junge Spinne die Eihüllen verlässt, ist sie in vielen Fällen fast ganz bewegungslos. Sie verharrt längere Zeit, bei manchen Formen, mehrere Tage an Ort und Stelle, ohne dass man merkliche Bewegungen an ihr wahrnehmen kann. Sie ist von einer mehr oder weniger fest anliegenden structurlosen Hülle, der zuerst gebildeten embryonalen Cuticula umgeben, unter welcher bereits die definitive, mit Haaren versehene

Körperbedeckung vorhanden ist. Jene gewissermassen als Larvenhaut anzusehende obere Cuticularhülle wird nach einiger Zeit durchbrochen. Noch immer ist die junge Spinne ziemlich unbehülflich; sie bewegt zwar ihre Gliedmaassen, aber eine freie Ortsbewegung pflegt erst nach einer abermaligen Häutung einzutreten. Bei Epeira cornuta ist dagegen die junge Spinne beim Verlassen des Eies schon ziemlich beweglich (Purcell).

Es ist von Interesse, dass die obere Cuticularhaut mit einer Art von Eizahn versehen sein kann, welcher jedenfalls zur Sprengung der Eihäute dient. Nach den noch nicht publicirten Untersuchungen von F. Purcell findet sich bei Tegenaria domestica an der Basis der beiden Pedipalpen eine verdickte plattenförmige Parthie der oberen Chitinhaut, welche im Gegensatz zu der übrigen Cuticularbedeckung des Embryos dunkel pigmentirt, fast schwarz erscheint. Darauf sitzt ein mit der Spitze nach aussen gerichteter Stachel, den wir oben als Eizahn bezeichneten. Ein gleiches Gebilde von entsprechender Lagerung, doch etwas schwächerer Ausbildung besitzt Attus floricola, und auch bei einem Cysticus war dasselbe nachzuweisen. Aehnliches mag wohl auch bei anderen Spinnen vorkommen. Purcell beobachtete, dass an der Stelle, wo der Eizahn liegt, der erste Riss im Chorion auftritt, der sich von hier aus fortschreitend vergrössert und bald eine kappenförmige Parthie der Eihäute abtrennt. Bewegungen des Embryos, die jedenfalls vorhanden sind, konnten dabei allerdings nicht bemerkt werden. Der Stachel, welcher durch die Sprengung der Eihäute seine Function erfüllt hat, wird mit der Cuticularhülle abgeworfen. Wir werden einer ganz ähnlichen Einrichtung bei den Myriopoden begegnen, bei welchen ebenfalls ein der cuticularen Hülle angehöriger Eizahn zur Ausbildung kommt. Aehnliches zeigen die Phalangiden (pag. 565).

3. Die Bildung der Organe.

A. Das Nervensystem.

Die Bauchganglienkette wird kurz nach Entstehung der Gliedmaassen in Form von Ectodermanschwellungen am Grunde der letzteren angelegt (Fig. 374 *A*). Schon vor der Bildung der Extremitäten war jederseits neben der Mittellinie ein verdickter Längsstreifen des Ectoderms aufgetreten; beide Streifen wurden durch eine dünne mediane Ectodermparthie getrennt. Die Bildung derselben beginnt vorn und setzt sich nach hinten fort. Jedem Segment kommt ein Paar solcher Anschwellungen zu (Balfour, Locy), dem Cephalothorax je ein Paar für die Segmente der Cheliceren und Pedipalpen, sowie für die vier Beinpaare. Im Abdomen werden bis zu zehn, bei Pholcus (nach Schimkewitsch) zwölf Ganglienpaare angelegt. Die hinter einander liegenden Ganglien sind durch weniger stark verdickte Ectodermparthien verbunden, dagegen entbehren sie jeglicher queren Verbindung, indem noch immer eine dünne Ectodermschicht zwischen ihnen liegt (Fig. 374 *A*). Dies wird sogar in späteren Stadien noch auffälliger, wenn die beiden Hälften des Keimstreifens auseinanderweichen (Fig. 374 *B*, *n*). Die beiden Stränge der Ganglienkette, welche sich anfangs nahe an der Mittellinie befanden, liegen dann am weitesten von einander entfernt, wenn der Dotter nach der Bauchseite hin gedrängt wird, um hier den sogenannten Dottersack

zu bilden (Fig. 374 *B* u. 371, pag. 584). Bevor dies geschieht, hat sich aber auch in der Längserstreckung der Ganglienkette verschiedenes geändert; auch lösen sich die Ganglien allmählich aus der Verbindung mit dem Ectoderm und werden mehr nach innen verlagert (Fig. 390 *B* u. *C*, pag. 619).

Wenn der Keimstreifen noch eine dorsale Krümmung zeigt, reicht auch die Ganglienkette um den ganzen Dotter herum, mit der Umrollung des Keimstreifens tritt aber eine Verkürzung derselben ein, und zwar besteht diese in einer von hinten nach vorn fortschreitenden Concentration (Locy). Während die Ganglienkette des Cephalothorax an Umfang stark zunimmt, verkürzt sich diejenige des Abdomens, indem sie sich von hinten nach vorn zusammendrängt (Fig. 375 *A* u. *B*). Die einzelnen Ganglien haben sich schon vorher zur Bildung zweier dicker Stränge aneinander geschoben. Anfangs hängt der mächtigen im Cephalothorax gelagerten Ganglienmasse noch ein Strang von Abdominalganglien an (Fig. 375 *A*), aber auch er wird mit dem fortschreitenden Wachsthum des Embryos zu

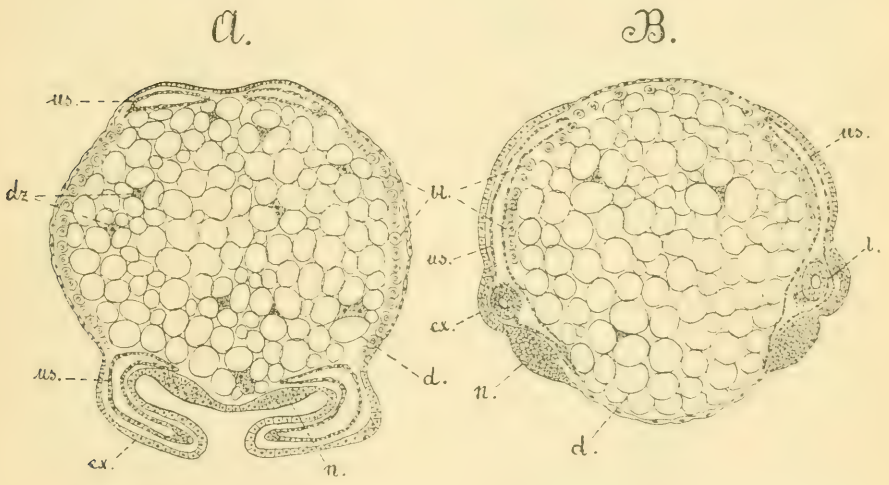


Fig. 374. *A* und *B* Querschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien von Theridium maculatum (nach Morin).

bl Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ex* Extremitäten, *l* Lungeneinstülpung, *n* Anlage der Ganglienkette, *us* Ursegmente.

jener gemeinsamen Ganglienmasse in den Cephalothorax einbezogen, denn so muss man wohl den Vorgang auffassen. Anfangs lassen sich äusserlich die Ganglien noch deutlich unterscheiden (Fig. 375 *A*), späterhin scheint dies weniger leicht der Fall zu sein (Locy, Morin).

Bei der durch die Reduction des Dottersackes eintretenden Annäherung der beiden Keimstreifhälften an einander, fand auch wieder eine Annäherung der beiderseitigen Theile der Ganglienkette statt, und es erfolgt nunmehr die Bildung der Quercommissuren.

Balfour spricht bei der Bildung der Quercommissuren nur von einem Auftreten zarter verbindender Fasern an der dorsalen Region der Ganglienknoten und stellt ausdrücklich die Betheiligung einer medianen Ectoderm-Einstülpung bei der Bildung der Ganglienkette in Abrede. Schimkewitsch

hingegen tritt mindestens ebenso bestimmt für das Vorhandensein eines solchen medianen Stranges ein, der als flache Rinne zwischen den beiden genäherten Bauchnervenstämmen erscheint (Fig. 390 *B* und *C*, *m*, pag. 619).

Es wurde bereits früher (pag. 546) darauf hingewiesen, dass auch bei den Scorpionen von der Betheiligung eines unpaaren medianen Stranges an der Bildung der Ganglienkette gesprochen worden ist, und man muss wohl annehmen, dass aus diesem dann in beiden Fällen die Quercommissuren hervorgehen.

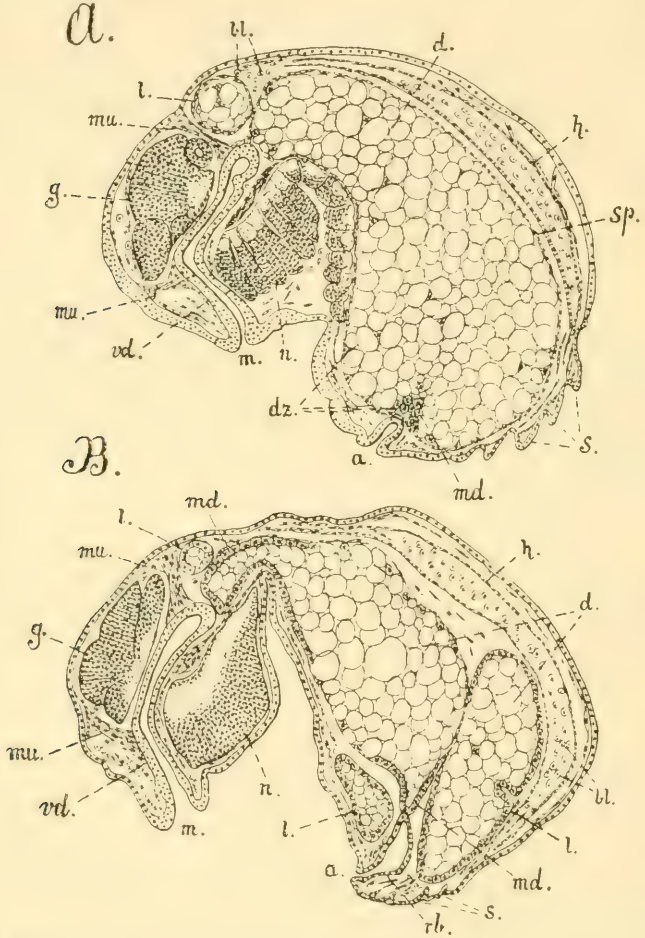


Fig. 375. *A* und *B* Längsschnitte durch Embryonen von Theridium maculatum in verschieden alten Stadien (nach Morin).

a After, *bl* Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *g* Gehirn, *h* Herz, *l* Leberlappen, *m* Mund, *md* Anlage des Mitteldarms, *mu* Muskeln, *n* Bauchganglien, *rb* Rectalblase, *s* Andeutung der äusseren Segmentirung, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vd* Vorderdarm.

Mit der eintretenden Concentration der Ganglienkette macht sich die Bildung der Fasersubstanz bemerkbar, welche am dorsalen Theil der Ganglien auftritt, also da, wo Balfour die Quercommissuren erscheinen lässt (Fig. 375 *A* u. *B*). Wenn die Concentration schon eine sehr starke

geworden ist, lassen sich die einzelnen Ganglienpaare noch durch die Quercommissuren nachweisen. Die ausgedehnte Ganglienkette der früheren Stadien ist nunmehr auf die verhältnissmässig kurze, aber voluminöse Ganglienmasse des Cephalothorax reducirt, wie sie, wenn auch in geringerem Umfang, beim ausgebildeten Thier vorhanden ist. Nur einer wichtigen Veränderung ist dabei noch zu gedenken. Das Ganglienpaar, welches dem Chelicerensegment zukommt und welches, wie oben erwähnt wurde, anfangs postoral gelagert ist, rückt später vor den Mund, um mit dem Gehirn zu verschmelzen und gleichzeitig den vorderen Theil der Schlundcommissur zu bilden. Den unteren Abschluss der letzteren, also den direct hinter dem Schlund gelegenen Theil bilden die Ganglien der Pedipalpen.

So viel man aus den Angaben der Autoren (Balfour, Schimkewitsch, Locy, Morin) ersehen kann, scheint die Verschmelzung der Ganglien des Chelicerensegmentes mit dem Gehirn schon recht früh einzutreten und darf deshalb vielleicht angenommen werden, dass eine Commissur derselben erst oberhalb des Schlundes gebildet wird. Diese Commissur wird von Balfour beschrieben.

Bezüglich der Verschmelzung der Chelicerenganglien mit dem Gehirn verhalten sich die Spinnen ganz wie die Scorpione, und wir erinnern hier nur kurz an die vielleicht entsprechenden Vorgänge bei den Crustaceen und bei Peripatus (Hinzuziehung der Ganglien der zweiten Antenne, bezw. der Kiefer zum Gehirn, pag. 363, 364 und 703). Nach Schimkewitsch soll übrigens zwischen den Chelicerenganglien und dem Gehirn noch ein Ganglienpaar vorhanden sein, und derjenigen Gehirnparthie entsprechen, welche dem (unpaaren) Rostralnerven den Ursprung giebt. Davon wird später noch die Rede sein.

Die Ganglien werden, nachdem sie ins Innere verlagert wurden, dicht von einer flachen Mesodermschicht umgeben, welche auch in sie und zwischen die Fasermasse eindringt. So entsteht nach Schimkewitsch das Neurilemm und das Gerüstwerk zwischen den einzelnen von einander unterschiedenen Parthien der Ganglien. Aehnliches ist auch für die Crustaceen angegeben worden (pag. 361).

Das obere Schlundganglion nimmt von einer umfangreichen Verdickung der Scheitellappen aus seinen Ursprung. Nach den Beobachtungen von Kishinouye (No. 62) soll die Anlage des Gehirns in Continuität mit derjenigen der Ganglienkette stehen, so dass beide zwei von vorn nach hinten verlaufende Längsbänder bilden. Die beiderseitigen Verdickungen der Kopflappen stehen anfangs in keinem Zusammenhang mit einander. Nach vorn sind sie durch die schon früher erwähnten halbkreisförmigen Furchen abgegrenzt (Fig. 370 *B*). Diese Furchen werden zu ziemlich tiefen und engen Spalten, welche von einem Epithel ausgekleidet erscheinen. Sie bleiben in engem Zusammenhang mit der Gehirnanlage. Wenn sich diese aus der Verbindung mit dem äusseren Blatt löst, werden die eingestülpten Ectodermparthien ebenfalls von dem letzteren abgeschnürt und fügen sich als geschlossene Blasen den oberen Schlundganglien an (Salensky, Balfour, Morin). Die mit den halbkreisförmigen Einsenkungen (Scheitelgruben) in Verbindung stehenden Theile liefern die oberen hemisphärenartigen Parthien des Gehirns; die Höhlungen bleiben an den Seiten längere Zeit erhalten. In den centralen Parthien werden Fasern gebildet, und hier entstehen die Commissuren,

welche beide Hälften des Gehirns verbinden. Ausserdem unterscheidet Balfour noch eine ventrale, unmittelbar vor den Chelicerenganglien gelegene Region, welche vielleicht den von Schimkewitsch beschriebenen Rostralganglien entspricht.

Die Bildung des Gehirns ist bei den Spinnen bisher nicht mit genügender Sicherheit festgestellt worden. Was aus den Angaben der Autoren mit einiger Bestimmtheit zu entnehmen ist, spricht dafür, dass das Gehirn wie bei den Scorpionen als Verdickung des Ectoderms unter Antheilnahme einer Einfaltung entsteht. Die halbkreisförmigen Einsenkungen der Scheitellappen scheinen in beiden Fällen grosse Uebereinstimmung zu bieten, und doch konnte aus den bisherigen Angaben der Autoren nicht entnommen werden, dass dieselben bei den Spinnen wie bei den Scorpionen zur Entstehung der Augen beitrügen. Im Gegentheil schien nach den bisherigen Beobachtungen eher eine völlige Unabhängigkeit der Augenanlagen von den halbkreisförmigen Einsenkungen zu bestehen. Trotzdem möchten wir annehmen, dass die durch Einfaltung entstehende Gehirnparthie vielleicht dem Ganglion opticum entspricht, und dass die Einfaltungen, welche später die Augen liefern, in Beziehung dazu treten. Die mittlere Parthie des Gehirns (Protocerebrum St. Remy, No. 12) möchten wir auf die Verdickung der Scheitellappen zurückführen, während die hintere Parthie, das Ganglion rostro-mandibulare, wahrscheinlich als ein Theil der ursprünglichen Ganglienkette zu betrachten ist, wie schon früher ausgeführt wurde.

Die oben ausgesprochene Vermuthung von einem Zusammenhang der Scheitelgruben mit den Anlagen der Augen wird durch eine neuerdings erschienene Arbeit von Kishinouye (No. 62) bestätigt. Diese Arbeit unterscheidet sich von früheren Publicationen über die Entwicklung der Spinnenaugen dadurch, dass sie wirklich einen Zusammenhang der Augen (vorderen Mittelaugen oder Hauptaugen) mit den Scheitelgruben annimmt und dadurch auch in dieser Beziehung eine grössere Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Scorpione herstellt. Zudem findet Kishinouye an dem sich anlegenden Gehirn drei Segmente, wie sie Patten von der Anlage des Gehirns beim Scorpion angenommen hat (vgl. pag. 551). Leider sind die gemachten Angaben ebensowenig wie die von Patten klar genug, um die ziemlich ausführlich dargestellte Entwicklung des Gehirns daraus zu verstehen und sie mit den Befunden früherer Beobachter in Einklang zu bringen. Sie stimmen übrigens nicht einmal mit denen von Patten überein, wie sich aus der Beziehung der Augenanlagen zu den einzelnen Segmenten des Gehirns ergiebt. Kishinouye stellt das Vorhandensein einer Einstülpung fest, welche unabhängig von den halbmondförmigen Scheitelgruben vorhanden ist; über ihr Verhältniss zu den Hirnabschnitten ist aber sicheres nicht zu erkennen. Es ist zu erwarten, dass eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse interessante und wichtige Aufschlüsse geben wird.

Die Angaben von Schimkewitsch, dass die Höhlungen der Gehirnanlage nicht von den Einfaltungen des Ectoderms herrühren, sondern einem späteren Faltungsprocess der bereits vom Ectoderm getrennten Ganglienmasse ihren Ursprung verdanken, widersprechen der Auffassung der anderen Autoren und dürften keinen Anklang finden.

B. Die Augen.

Die Augen der Spinnen entstehen durch einen Einfaltungsprocess, der die grösste Aehnlichkeit mit demjenigen hat, welcher für die Mittelaugen der Scorpione bereits beschrieben wurde, doch kommen bei

den Augen der Spinnen noch besondere Modificationen hinzu. Eine Verbindung der Augenfalten mit den Einsenkungen der Scheitellappen, welche einem Theil des Gehirns den Ursprung geben, wurde bis vor kurzem nicht angenommen, vielmehr glaubte man, dass die Augengruben erst auftreten, wenn die Scheitelgruben bereits zum Schluss gelangten.[1]) Ihre Bildung fällt gewiss in eine späte Zeit der Embryonalentwicklung und beginnt, wenn letztere beinahe beendet ist. Dann erscheinen an der Stirn des Embryos mehrere Paare von (quergerichteten?) spaltförmigen Einsenkungen, die neben bezw. hinter einander gelegen sind. Bei Pholcus sollen es nach Claparède zwei, bei Lycosa drei Paare sein, doch sind unsere Kenntnisse darüber, sowie über die Lage der Einfaltungen überhaupt so dürftige, dass sich bestimmtes in dieser Beziehung

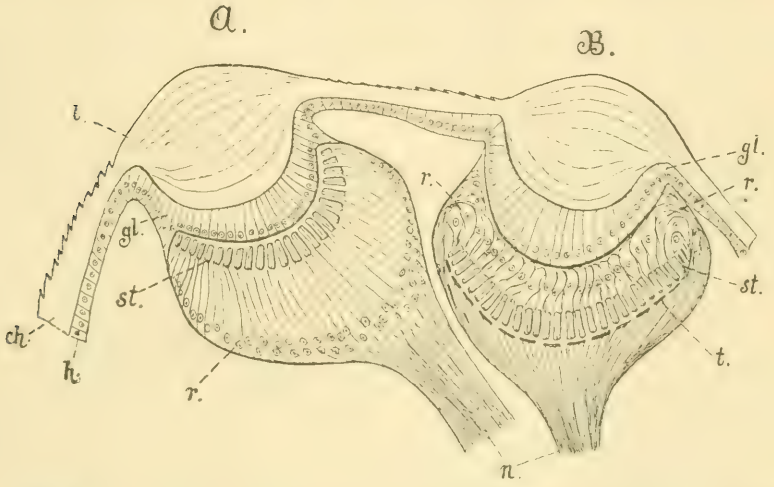


Fig. 376. *A* und *B* vorderes und hinteres Mittelauge einer Spinne (schematisch nach Grenacher und Bertkau).

ch Chitinbedeckung des Körpers, *gl* Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *n* Sehnerv, *r* Retina, *st* Stäbchen, *t* Tapetum.

nicht aussagen lässt. Jedenfalls dürfte aber das sicher sein, dass die in der Vierzahl vorhandenen Augenpaare aus verschiedenen Einfaltungen hervorgehen (Mark).

Die Entstehungsweise der einzelnen Augen ist eine verschiedenartige, und zwar unterscheidet sich darin das vordere mittlere Paar von den zwei hinteren Mittelaugen und den beiden seitlichen Paaren. Dies stimmt mit den Unterschieden der Augen im Bau überein, indem bei den vorderen Mittelaugen die Stäbchen der Retinazellen vor den Kernen liegen (Fig. 376 *A*, *st*), bei den übrigen Augen aber die Stäbchen hinter den Kernen gefunden werden (Fig. 376 *B*, *st*). Im ersteren Falle liegen die Kerne am hinteren, im letzteren am vorderen Ende der Retinazellen. Ausserdem fehlt den vorderen Mittelaugen das Tapetum (Fig. 376 *B*, *t*), d. i. eine hinter der Retina gelegene, mit glänzenden Schüppchen erfüllte Zellschicht, welche den übrigen Augen zukommt und allem Anschein nach

[1]) Diese Auffassung werden die weiter unten mitgetheilten Beobachtungen von Kishinouye wesentlich modificiren, falls sich dieselben als richtig erweisen.

ebenfalls einen Unterschied in der Bildungsweise derselben bedingt. In Anlehnung an Bertkau bezeichnen wir der Kürze wegen die vorderen Mittelaugen als Hauptaugen, die hinteren Mittelaugen und die Seitenaugen als Nebenaugen. Beide sind nicht nur durch den Bau, sondern möglicherweise auch durch den Modus ihrer Entwicklung unterschieden (vgl. weiter unten), wodurch eine derartige Bezeichnung berechtigt wäre. Der letztere Punkt bedarf allerdings noch einer weiteren Klarstellung.

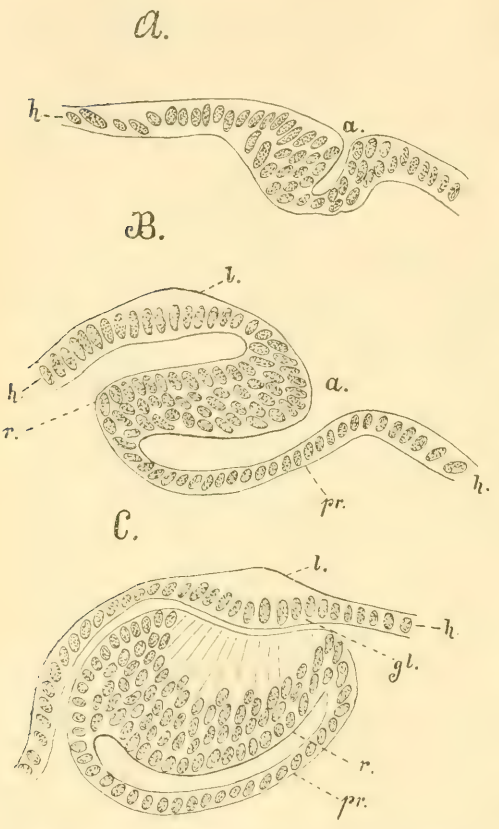


Fig. 377. *A—C* Entwicklung der Hauptaugen von Agalena naevia. Sagitalschnitte (nach Locy).
a Augeneinstülpung, *gl* Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *pr* postretinale Schicht, *r* Retina.

Was bisher über die Entstehung der Spinnenaugen bekannt geworden ist, verdanken wir hauptsächlich den Untersuchungen von Locy (No. 64) und Mark (No. 67), welche an Agalena naevia ausgeführt wurden. Die folgenden Darstellungen beziehen sich daher besonders auf diese Form. Neuerdings wurden von Kishinouye (No. 62) Untersuchungen über die Entwicklung der Spinnenaugen angestellt, welche sich ebenfalls auf die genannte Form, sowie auf Lycosa beziehen. Die Resultate des letzteren Forschers weichen in wesentlichen Punkten von denen der Vorgänger ab und sind, wenn sie sich bestätigen, von Wichtigkeit für die Auffassung der Spinnenaugen.

Die vorderen Mittelaugen (Hauptaugen) machen sich zuerst als Ectodermverdickungen der Frontalregion bemerkbar. Vor der verdickten Parthie tritt dann eine Einstülpung auf (Fig. 377 *A*, *a*), und mit dieser senkt sich die ganze verdickte Parthie ein (Fig. 377 *B*). Die tiefe Tasche, welche sich dadurch bildet, erscheint nach hinten gerichtet und legt sich mit der verdickten Wand der Hypodermis an (Fig. 377 *B*). Wir können zur besseren Erläuterung dieses Verhaltens noch auf die Fig. 352 *B*, pag. 548 verweisen, welche die in sehr ähnlicher Weise verlaufende Bildung der Mittelaugen des Scorpions illustrirt. Wie dort bildet auch hier die über der Tasche gelegene Ectoderm-(oder Hypodermis-)schicht den Glaskörper und scheidet nach aussen hin die Linse aus (Fig. 377 *B* und *C*. *l*). Die Einstülpungsöffnung (*a*) schliesst sich, und das Auge schnürt sich dadurch ab. Die Zellen der verdickten Wand der Einstülpung verlängern sich

distal, indem ihre Kerne eine proximale Lage einnehmen, wie dies ebenfalls aus der Figur 377 *C'* zu erkennen ist. Am distalen Theil werden dann die Stäbchen ausgeschieden, welche demnach vor den Kernen liegen. Diese ganze verdickte Schicht repräsentirt die Retina, während die dünne Wand der Einstülpung (*pr.*) die sog. postretinale Lage, vielleicht die hintere Umhüllungsschicht der Augen liefert (Locy). Eine Umlagerung des Nerven resp. der Retinaelemente muss hier in ähnlicher Weise gefordert werden wie beim Scorpionauge (pag. 548 und Fig. 352 *A* u. *C*), da beim ausgebildeten Auge der Nerv mit dem hinteren Ende der Retinazellen in Verbindung steht (Fig. 376 *A*).

Die hinteren Mittelaugen und die zwei Paare seitlicher Augen (Nebenaugen) entstehen ebenfalls durch Einfaltungen des Ectoderms, welche sich nach hinten gerichtet der Hypodermis anlagern. Darüber wird dann die Linse abgeschieden (Locy, Mark). Insoweit scheint also die Bildung dieser Augen mit derjenigen der vorderen Mittelaugen überein zu stimmen.

In den vorderen seitlichen Augen ist die Einstülpung nach vorn gerichtet, wie Mark angiebt. Vielleicht ist aus diesem Verhalten die Zahl der von Claparède beschriebenen Augenfalten erklärlich, indem die vorderen Augen getrennt von einander, die hinteren aber aus einer gemeinsamen Einfaltung entständen. Freilich ist das nur eine Vermuthung, zu der man aber geführt wird, da man sich aus den vorliegenden Angaben über dieses möglicherweise wichtige Verhältniss keine genaue Vorstellung zu machen vermag.

Weiterhin gestaltet sich die Entwicklung der hinteren mittleren und der seitlichen Augen dadurch verschieden, dass die Bildung der Stäbchen nicht im distalen, sondern im proximalen Theil der Retinazellen erfolgt. Während die Kerne also distal gelagert erscheinen, verlängern sich die Zellen in proximaler Richtung und scheiden hier die Stäbchen aus. Infolgedessen liegen die Stäbchen dann hinter den Kernen, welche Lage ihnen beim ausgebildeten Auge zukommt (Fig. 376 *B*).

Während also die distale Wand der Einstülpung sich wie bei den vorderen Mittelaugen zur Retina umwandelt, scheint der proximale Theil eine abermalige Faltenbildung durchzumachen (Mark). Die neue Falte erhebt sich hinein in das Lumen der ersten Einfaltung und stellt die Anlage des Tapetums dar. Seine Zellen scheiden später die Flittern (Kryställchen) aus, welche den Glanz des ausgebildeten Auges bedingen. Die noch hinter der Tapetfalte vorhandene postretinale Lage bildet wohl auch hier den hinteren Abschluss des Auges (Mark).

Das Tapetum würde nach Locy's Darstellung eher darauf zurückzuführen sein, dass sich die äussere Chitinbekleidung des Körpers in die Augenfalte hinein fortsetzen soll. Da aber das Tapetum zelliger Natur ist, wie auch die Untersuchungen Bertkau's (No. 52) zeigten, so hat eine derartige Entstehung desselben nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich. Man muss deshalb wohl die von Mark angegebene Bildungsweise des Tapetums acceptiren, wenn man nicht an eine Betheiligung eingewanderter Mesodermzellen denken will, welche auch für das Arachnidenauge verschiedentlich behauptet worden ist.

Eine Umlagerung der Nerven resp. der Retinaelemente wird vielleicht bei diesen Augen nicht anzunehmen sein, denn nach Bertkau ver-

bindet sich der Nerv im Spinnenauge immer mit demjenigen Ende der Sehzellen, an welchem der Kern liegt (Fig. 376 *A* und *B*), im vorliegenden Falle ist dies also die distale Seite der Retina. Der Nerv hätte demnach seine ursprüngliche Lagerung beibehalten.

Aus Bertkau's Darstellung geht hervor, dass sich die Nerven mit den distalen Enden der Sehzellen verbinden (Fig. 376 *B*); und zwar treten die Nervenfasern von der Peripherie her an die Enden der Zellen. Dieses Verhalten ist es, welches als das ursprüngliche erscheint. Nach Bertkau sollen aber auch Nervenfasern durch das Tapetum hindurch treten (Fig. 376 *B*) und sich (also zwischen den Sehzellen hindurch) zu den distalen Enden der Zellen begeben. Diesen letzteren Verlauf des Nerven müsste man, wenn man sich an die Vorgänge der Entwicklung hält, als secundär betrachten, denn es findet dann eine Durchsetzung der postretinalen Schicht statt.

Mit Bertkau's Darstellung lässt sich die auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gegründete Auffassung von Mark vereinigen, nach welcher die Nervenfasern ebenfalls zum Theil um das Tapetum herumlaufen, um an das distale Ende der Retinazellen zu treten, zum Theil aber auch die postretinalen Theile mitsammt dem Tapetum durchsetzen sollen.

Nachtrag zu der Entwicklung der Haupt- und Nebenaugen. Wie schon oben erwähnt, würden die Befunde von Kishinouye über die Entwicklung der Spinnenaugen für die Auffassung derselben von Bedeutung sein, wenn sie sich bestätigen. Die Hauptaugen entstehen danach durch Inversion und zwar der Hauptsache nach in der Weise, wie dies oben geschildert wurde. Allerdings kommt als wichtiges Moment hinzu, dass ihre Einstülpungsöffnung zugleich die zuletzt übrig bleibende Oeffnung der zum Schluss kommenden Scheitelgrube repräsentirt. Die (vorderen) Mittelaugen stehen demnach wie beim Scorpion in Beziehung zu der eingestülpten Parthie der Kopflappen, welches Verhalten aus den Darstellungen der früheren Autoren nicht entnommen werden konnte.

Während die Hauptaugen durch Inversion entstehen, soll sich dies nach Kishinouye bei den Nebenaugen ganz anders verhalten; sie sollen durch eine blosse Einsenkung des Ectoderms ohne Inversion gebildet werden. Sie werden später angelegt als die Hauptaugen und liegen hinter denselben. Es scheint, dass sie zu der vorerwähnten Einstülpungen in Beziehung stehen, welche unabhängig von den Scheitelgruben gebildet werden und am Aufbau des Gehirns theilnehmen sollen. Man denkt hierbei an die Bildung der optischen Ganglien. Die Nebenaugen scheinen unabhängig von einander als grubenförmige Ectodermeinsenkungen zu entstehen. Der Boden dieser Einsenkungen verdickt sich stark und wird zur Retina. An ihn tritt von hinten her der Nerv heran, so dass also von einer Inversion keine Rede ist, sondern das Ganze ähnlich einem Insectenstemma erscheint. Die Grube schliesst sich, indem die äusseren Parthien sich gegen einander neigen und verwachsen. Sie liefern den Glaskörper, und darüber wird die Linse abgeschieden.

Sollte sich die Bildung der Spinnenaugen wirklich so verhalten, wie es hier dargestellt ist, so würde sich damit eine grosse Uebereinstimmung mit den Augen der Scorpione ergeben. Die vorderen Mittelaugen der Spinnen, welche sich durch Inversion entwickeln, würden den auf gleiche Weise entstehenden Mittelaugen der Scorpione entsprechen, und die hinteren Mittelaugen und Seitenaugen der Spinnen würden mit den Seitenaugen der Scorpione zu vergleichen sein, welche

ebenfalls nur als Ectodermeinsenkungen (ohne Inversion) ihren Ursprung nehmen. So würde damit die Unterscheidung der Spinnenaugen in „Haupt- und Nebenaugen" (Bertkau) eine gewisse Bedeutung gewinnen.

Wenn wir die, wie man sieht, recht wichtigen Resultate von Kishinouye nicht an erster Stelle berücksichtigten, so geschah dies einestheils desshalb, weil sie uns erst während des Druckes unseres Buches zugänglich wurden, anderntheils, weil sie gegenüber den Ergebnissen früherer Forscher nicht genügend gestützt erschienen. Doch muss hierzu bemerkt werden, dass Untersuchungen, welche von F. Purcell zunächst unabhängig von der Arbeit Kishinouye's über Bau und Entwicklung der Spinnenaugen unternommen wurden, zu ähnlichen Resultaten führten. Auch danach scheinen die Seitenaugen in Form leichter Einsenkungen des Ectoderms zu entstehen, über deren Boden (Retina) sich die seitlichen Theile als Glaskörper hinüberneigen. Mit diesem Verhalten scheint auch der Bau der ausgebildeten Augen übereinzustimmen, worüber wie auch über die Entwicklungsvorgänge Purcell selbst noch nähere Mittheilungen machen wird.

C. Zur Auffassung der Arachnidenaugen.

Um die Entwicklung und den Bau der Spinnenaugen zu verstehen, ist es nöthig, sie mit den Augen der Scorpione zu vergleichen. Während die Augen der Spinnen nach der gewöhnlichen Auffassung für einfache Augen gelten, d. h. für sog. Ocellen, deren Netzhaut eine regelmässige Gruppirung von Zellen (Retinulabildung) nicht besitzt (Fig. 376 *A* und *B*), weisen die Scorpionaugen Retinulae[1]), d. h. Gruppen von Zellen mit centralem Rhabdom[1]), auf (Fig. 353 *B* und Fig. 352 *C*, pag. 550 und 548). Damit zeigen die Augen der Scorpione, zumal die Mittelaugen, einen wesentlichen Charakter der zusammengesetzten Augen, obwohl sie ebenso wie die Spinnenaugen eine einzige, nicht in Facetten getheilte Cornealinse besitzen und damit eines anderen wichtigen Charakters der zusammengesetzten Augen verlustig gehen. Trotzdem müssen wir sie für zusammengesetzte Augen halten, wenn auch nur für reducirte, wie die folgenden Betrachtungen erweisen sollen.

Führt man die Arachnidenaugen auf zusammengesetzte Augen zurück, so ist es für ihr Verständniss nöthig, das Zustandekommen der letzteren zu erklären. Es dient dabei zur Erleichterung, sich auf die höchst wahrscheinlich analogen Verhältnisse bei den Insecten zu beziehen. Die einfachsten Augen (Ocellen) der letzteren stellen grubenförmige Einsenkungen der Hypodermis dar, über denen sich die Linse ablagert. Entsprechende einfache Augen kommen auch bei den Anneliden vor, auf welche wir in letzter Instanz zurückgehen müssen; blosse Gruben der Körperhaut mit darin liegender Linse und entsprechender Pigmentirung, so bei Diopatra

[1]) Zur Erläuterung soll hier nur kurz bemerkt werden, dass beim einfachen Auge der Arthropoden (Ocellus, Stemma etc.) die Retina eine Schicht gleichartiger Sehzellen bildet (Fig. 378 *r*); beim zusammengesetzten Auge jedoch zerfällt sie in Gruppen von Zellen, die Retinulae (Fig. 352, pag. 548). Diese Zellen, deren Zahl in den einzelnen Fällen wechselt, tragen an den einander zugekehrten Seiten die Sehstäbe, welche zu einem zusammenhängenden Ganzen, dem Rhabdom, verschmelzen können (Fig. 379 *rh* u. 352). Die Retinula bildet mit den darüberliegenden Glaskörperzellen und der zugehörigen Corneafacette eines der Ommatidien (Fig. 539 *D*, Capitel XXIV), welche in grösserer oder geringerer Zahl das Auge zusammensetzen. Wenigstens gilt dies für die typischen Formen der zusammengesetzten Augen; bei den hier zu behandelnden Augen der Arachniden liegen die Verhältnisse etwas anders.

und Onuphis (v. Kennel, No. 60). Die Stemmata der Insecten erheben sich auf eine etwas höhere Stufe, indem sich die Hypodermisschicht von den Seiten her über die Retina vorwölbt und dadurch unter der Linse die sog. Glaskörperschicht bildet (Fig. 378 *gk*). Bei den Myriopoden, den Insectenlarven und den Thysanuren findet sich eine Anzahl solcher Stemmata neben einander. Denkt man sich ihre Zahl noch vermehrt und eine engere Verbindung unter ihnen eingetreten, so erhält man das Bild des Facettenauges. Bei den Myriopoden, speciell bei Scutigera, scheint ein solcher Zustand wirklich erreicht zu werden. Das auf solche Weise zu Stande gekommene Auge entbehrt zunächst noch jeglicher Einheitlichkeit. Seine Bestandtheile erscheinen noch als selbstständige Gebilde von zu complicirtem Bau, um schon jetzt ein Zusammenwirken zu ermöglichen. Allmählich tritt in den Einzelaugen eine Reduction der Elemente ein und führt, weiter fortschreitend, zu dem Resultat, welches wir beim zusammengesetzten Auge kennen, nämlich zum Vorhandensein nur noch ganz weniger Elemente in jedem Einzelauge. Damit ist das Einzelauge zum Ommatidium geworden. Wir denken uns also die Ommatidien hervorgegangen aus Ocellen. Das Princip dieses Vorganges, welches gleichzeitig zur Reduction der Elemente im Ocellus und zur Vermehrung der Ocellen selbst führte, muss in der Function des zusammengesetzten Auges gesucht werden, welche eine möglichste Verringerung der Sehfläche im Einzelauge verlangt.

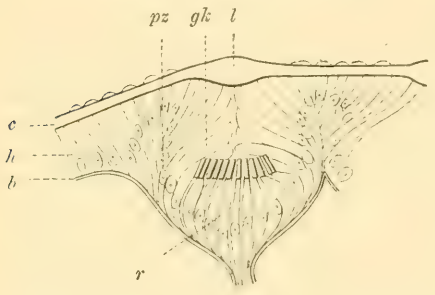


Fig. 378. Schnitt durch ein Stemma einer Larve von Dytiscus (nach Grenacher, aus Hatschek's Lehrbuch der Zoologie).

b Basalmembran, *c* Chitindecke, *gk* Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *pz* Pigmentzellen, *r* Retina.

Solche einfachste Augenformen, wie die Stemmata der Insecten, finden sich bei den Arachniden nicht, doch müssen wir das Vorhandensein ähnlicher Gebilde bei ihren Vorfahren voraussetzen.

Das am einfachsten gebaute Arachnidenauge finden wir in den Seitenaugen des Scorpions wieder (Fig. 353 *B*, pag. 550), ein einschichtiges Auge, in Form einer Grube, welche von der Linse erfüllt wird und deren Boden (die Retina) sich direct in die Hypodermis fortsetzt. Obwohl dieses Auge durch die genannten Charaktere die Hauptmerkmale eines einfachsten Auges besitzt, vermögen wir es doch nicht als ein solches anzusehen. Der Grund hiefür liegt einerseits in dem inneren Bau des Auges, und andererseits in der auffallenden Uebereinstimmung der Augen des Scorpions mit denjenigen von Limulus. Die Seitenaugen des letzteren sind einschichtig, diejenigen der Scorpione ebenfalls, während die Mittelaugen beider Formen zwei-, bezw. dreischichtig sind. Die Seitenaugen der Scorpione sowohl wie des Limulus entwickeln sich in Form blosser Einsenkungen, die Mittelaugen hingegen zeigen einen complicirteren, aber in beiden Fällen allem Anschein nach recht übereinstimmenden Entwicklungsmodus.

Die Seitenaugen des Limulus bestehen aus einer Anzahl von Retinulae mit zugehöriger Cornealinse (Fig. 379). Die Retinulae liegen in der Continuität der Hypodermis, und jede von ihnen möchten wir als Einzelauge ansehen, welches in der früher besprochenen Weise durch

Vereinfachung eines Stemma-ähnlichen Auges entstanden ist. Die Linsen der Einzelaugen sind nur in ihrem proximalen Theil getrennt geblieben (Fig. 379 *l*), in ihrem distalen Theil erscheinen sie jedoch mit einander verschmolzen (*ch*). Wir möchten glauben, dass dieser Vorgang der Verschmelzung in den Seitenaugen der Scorpione noch weiter fortgeschritten ist und schliesslich zur Bildung der jetzt vorhandenen gemeinsamen Linse geführt hat. Bei dieser Auffassung betrachten wir jedes Seitenauge des Scorpions als die Summe einer Anzahl von Einzelaugen. Die zwischen den Retinazellen enthaltenen Rhabdome entsprechen denjenigen des Limulusauges. Letzteres ist schon ziemlich hoch entwickelt und lässt auch durch die Bildung von Rhabdomen in den Retinulae seinen Charakter

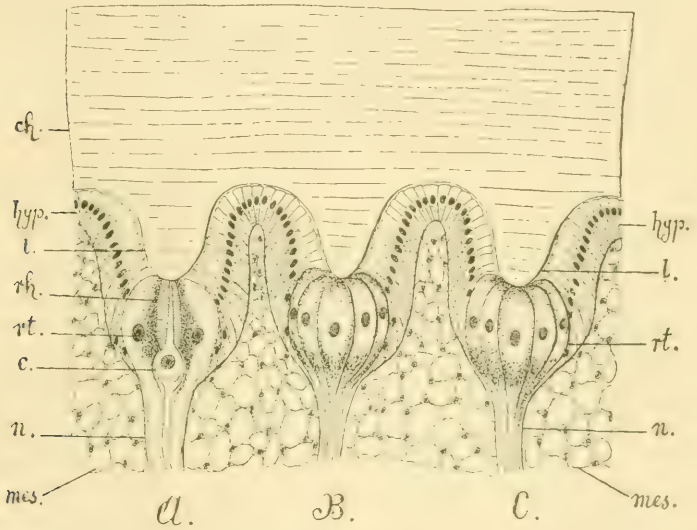


Fig. 379. Drei Ommatidien des Seitenauges von Limulus (nach Watase).
In *A* ist die Retinula der Länge nach durchschnitten gedacht, in *B* und *C* ist sie in ihrer Totalität erhalten.
c centrale Ganglienzelle, *ch* Chitindecke, *hyp* Hypodermis, *l* Linsenkegel, *mes* Mesodermgewebe, *n* Nerv, *rh* Rhabdom, *rt* Retinula.

als zusammengesetztes Auge erkennen. Somit erscheint auch das Seitenauge der Scorpione als rückgebildetes Facettenauge. Die Einsenkung, als welche es in der Ontogenie auftritt (Fig. 353 *A*), darf demnach nicht als die primäre Augengrube angesehen werden.

Bekanntlich sind beim Scorpion jederseits mehrere Seitenaugen vorhanden. Von ihnen ist jedes als ein Complex von Einzelaugen aufzufassen, und alle zusammen entsprechen einem Seitenauge des Limulus. Sie sind vielleicht durch Sonderung einzelner Complexe von Einzelaugen aus einem grösseren Facettenauge hervorgegangen. Ein ganz analoger Prozess scheint sich bei den Trilobiten abzuspielen.

Während die Trilobiten gewöhnlich jederseits ein facettirtes Auge aufweisen, zeigen die Angehörigen der Gattung Harpes an Stelle der Facettenaugen zwei oder drei Höcker (H. vittatus 2, H. ungula 3 nach Barrande) mit völlig glatter Oberfläche, welche nichts anderes sind als die

Augen und die den Seitenaugen der Scorpione im äusseren Anblick sehr gleichen. Sie werden auch von den Paläontologen recht bezeichnend Stemmata genannt, obwohl sie vom zoologischen Standpunkt aus diese Benennung nicht verdienen, sondern höchst wahrscheinlich auf ähnliche Weise entstanden sind, wie wir dies von den Seitenaugen der Scorpione vermuthen.

Uebrigens erlauben die Oberflächenbilder der Trilobitenaugen vielleicht noch weitere Schlüsse auf die Entstehung dieser Facettenaugen, welche sich mit der oben erörterten Auffassung decken. Für gewöhnlich ist die ganze Oberfläche des Facettenauges in ihrer Structur von der übrigen Körperbedeckung verschieden, bei einigen Gattungen jedoch (Phacops, Dalmania nach Zittel's Handbuch) ist die Decke der Sehfläche mit der übrigen Schale identisch, dagegen liegen in rundlichen oder polygonalen Vertiefungen die einzelnen Linsen. Dies macht den Eindruck, als ob im letzteren Falle die Einzelaugen einander noch nicht völlig genähert wären, während sie im anderen Falle schon dicht an einander gelagert sind. Bei der geringen Kenntniss, welche wir vom Bau des Trilobitenauges haben, kann dies natürlich nur als Vermuthung geäussert werden.

Die Mittelaugen der Scorpione documentiren sich durch ihre deutliche Retinula- und Rhabdombildung noch weit zweifelloser als zusammengesetzte Augen. Sie sind mehrschichtig (Fig. 352 *C*, pag. 548). Das Gleiche gilt auch von den Mittelaugen des Limulus, deren Elemente ebenfalls mit denen der Scorpionaugen zu vergleichen sind. Die Mehrschichtigkeit stellt einen höheren Entwicklungszustand dieser Augen dar, welcher sich auch in ihrer complicirteren ontogenetischen Bildungsweise zu erkennen giebt. Diese, sowie die Mehrschichtigkeit erlauben es nicht, die Mittelaugen des Scorpions und Limulus auf die Seitenaugen zurückzuführen, obwohl beide Augen andererseits grosse Uebereinstimmung mit einander zeigen. Beide, sowohl die Seiten- wie die Mittelaugen des Scorpions erscheinen als zusammengesetzte Augen, welche aber, die einen mehr, die anderen weniger, die Tendenz zum Zerfall der Einzelaugen und zur Bildung eines einheitlichen Auges erkennen lassen. Die Vereinigung der früher getrennten Augen würde, wenn wir dieser Auffassung weiter folgen dürfen, eine immer innigere werden und schliesslich zur Bildung eines Auges führen, in welchem die Einzelaugen als solche gar nicht oder kaum mehr zu unterscheiden sind. Es scheint uns nicht unmöglich, dass die Augen der Spinnen auf dieser Stufe angelangt sind, obwohl man es vielleicht paradox finden wird, erst das einfache Auge zu dem zusammengesetzten zu leiten und dieses wieder in ein Auge überzuführen, welches man jetzt als einfaches anzusprechen gewöhnt ist.

Die Augen der Araneïnen zeigen besonders durch ihre Entwicklungsweise die grösste Uebereinstimmung mit den Augen (und zwar mit den Mittelaugen) der Scorpione, abgesehen davon, dass sie sich auch durch ihre Lage als homologe Bildungen zu erkennen geben. Der Einfaltungsprozess stimmt in so auffallender Weise mit dem entsprechenden Vorgang bei den Scorpionen überein, dass wir genöthigt sind, beiden Gebilden gleichen Werth zuzuschreiben, also auch die Spinnenaugen für höher entwickelt zu halten, als sie es ihrem Bau nach zu sein scheinen. Man betrachtet die Augen der Araneïnen für gewöhnlich als Ocellen und stellt sie den Stemmata der Insecten an die Seite. Ihr Bau scheint diese Auffassung zu rechtfertigen, denn die Retina setzt sich aus einer

continuirlichen Lage gleichartiger Zellen zusammen (Fig. 380 *A* und *B*). Die Entwicklung dieser Lage gestaltet sich aber weit complicirter, als beim einfachen Auge, und zeigt dieselbe Bildungsweise, wie beim Scorpionauge (Fig. 377, pag. 594, und 352, pag. 548). Die Mehrschichtigkeit entsteht nicht wie beim Stemma einfach dadurch, dass sich die Hypodermislage von den Seiten her über die Retina vorschiebt, sondern sie ist eine Folge jenes Einfaltungsprocesses (Fig. 377 und 352). Schon wegen dieser auffallenden Uebereinstimmung mit dem Scorpionauge sind wir geneigt, auch das Spinnenauge als zusammengesetztes Auge zu betrachten. Mit der Auflösung der Retinulae wurde die Gleichartigkeit der Retina wieder erreicht. Uebrigens sind auch im Bau der Spinnenaugen gewisse Anzeichen gegeben, welche diese Ausführungen zu unterstützen scheinen und aus denen man schliessen könnte, dass die Retina doch nicht aus lauter einzelnen Sehzellen continuirlich zusammengesetzt

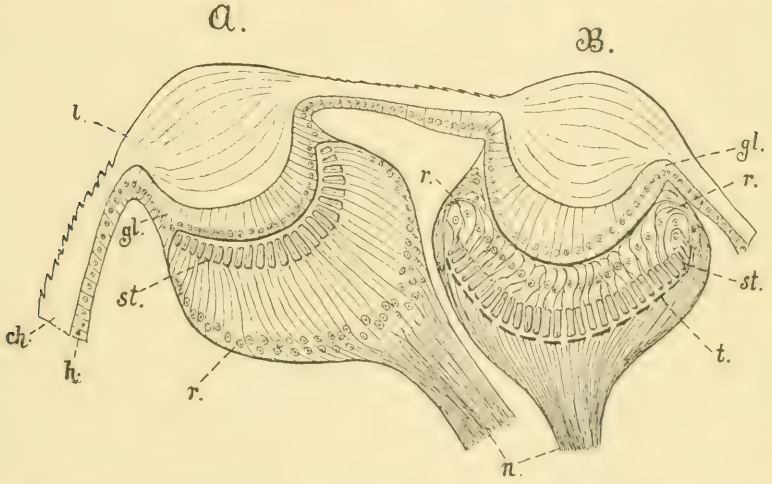


Fig. 380. *A* und *B* vorderes und hinteres Mittelauge einer Spinne (schematisch nach Grenacher und Bertkau).

ch Chitinbedeckung, in die Cuticularlinse (*l*) übergehend, *gl* Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *n* Sehnerv, *r* Retina, *st* Stäbchen, *t* Tapetum.

ist. Nach Grenacher bestehen die Stäbchen in den Augen aller Spinnen aus zwei Theilen, erscheinen also in der Längsaxe wie gespalten; bei Phalangium setzt sich jedes Stäbchen sogar aus drei Theilen zusammen, was auf dem Querschnitt das Bild eines Kleeblattes giebt. Obwohl nun ausdrücklich angegeben wird, dass die Stäbchen in der Zelle liegen sollen, kann man sich doch der Vermuthung nicht entschlagen, als ob es sich bei der Zwei- resp. Dreitheiligkeit der Stäbchen vielleicht um Reste der Rhabdom- und Retinulabildung handeln möchte[1]).

[1]) Bei den Augen einiger Spinnen, z. B. bei denen von Atypus, erscheint die Glaskörperschicht äusserst dünn. Bertkau (No. 50) vergleicht die betreffenden Augen mit den Stemmata der Insectenaugen, und spricht davon, dass sie den Unterschied zwischen ein- und zweischichtigen Augen verwischen. Diejenigen Stemmata, mit denen die betreffenden Spinnenaugen zu vergleichen sind, zeigen auch bereits einen von der Retina gesonderten Glaskörper (so bei Phryganea und Vespa nach Grenacher), d. h. Glaskörperschicht und Retina stellen nicht mehr eine continuirliche Lage dar.

Die Beziehung der verschiedenen Paare von Spinnenaugen auf einander ist durch die Differenz in ihrem Bau und ihrer Entwicklung sehr erschwert. An und für sich ist man geneigt, die vorderen Mittelaugen auf die Mittelaugen der Scorpione, und die übrigen Paare auf deren Seitenaugen zu beziehen. Damit lässt sich aber nicht vereinigen, dass die hinteren Mittelaugen und die seitlichen Augen ungefähr den gleichen Entwicklungsgang aufweisen wie die vorderen Mittelaugen, während die Seitenaugen der Scorpione auf sehr einfache Weise gebildet werden (Fig. 353, pag. 550). Daher möchte man eher sämmtliche Augen der Spinnen auf einen Zerfall der Mittelaugen in einzelne Complexe zurückführen, wie er in ähnlicher Weise für die Seitenaugen des Scorpions angenommen wurde[1]). Die Seitenaugen würden in diesem Falle den Spinnen gänzlich fehlen. Immerhin sind die Differenzen im Bau der verschiedenen Augenpaare sehr bemerkenswerthe; doch ist es bei dem bisherigen Stand der Kenntnisse nicht möglich, dieselben in befriedigender Weise zu erklären.

Mit der Einfaltung der Arachnidenaugen und der Ausscheidung der Linse über dem der Hypodermis genäherten Theil der Falte (Fig. 377 und 352) hängt es zusammen, dass die Elemente der Retina eine Umordnung erfahren. Der früher nach aussen gekehrte Theil der Zellen, ist jetzt nach innen gerichtet. Er trägt die Stäbchen und behält sie auch bei den sog. Nebenaugen (den Seitenaugen und hinteren Mittelaugen) der Spinnen (Fig. 380 *B*). Die Nervenfasern setzen sich an die früher nach innen, jetzt nach aussen gerichteten Enden der Zellen an. An diesen Enden liegen die Kerne der Retinazellen. Dies scheint der bleibende Zustand der Nebenaugen zu sein, und er entspricht zugleich dem Zustand vor der Einfaltung, abgesehen von einigen vielleicht doch noch eintretenden Modificationen in der Innervirung (vgl. pag. 596). Anders verhalten sich jedoch die sog. Hauptaugen (vorderen Mittelaugen) der Spinnen und die Mittelaugen des Scorpions. Bei den ersteren liegen die Stäbchen an den nach aussen gerichteten (distalen) Enden der Retinazellen, während die Kerne proximal gelagert sind (Fig. 380 *A*). Die Nervenfasern verbinden sich mit dem kernhaltigen, proximalen Ende der Zellen. Das letztere gilt auch für die Mittelaugen des Scorpions (Fig. 352 *C*). Es hat also hier in Folge der Einfaltung eine Umlagerung stattgefunden. Das Ausbleiben derselben bei den übrigen Augen der Spinnen kann man vielleicht durch die Entwicklung des Tapetums erklären, von welchem das Licht auf die nach innen gerichteten Stäbchenenden zurückgeworfen wird.

Die oben angeführten Beobachtungen von Kishinouye und Purcell nach denen bei Entstehung der Nebenaugen eine Inversion nicht stattfindet, machen die Innervirungsverhältnisse dieser Augen, wie man sie bisher als wahrscheinlich annehmen musste, wieder zweifelhaft und lassen den verschiedentlich angegebenen Eintritt der Nerven von der Hinterseite her wieder als möglich erscheinen.

Insofern zeigen diese Augen einen ähnlichen Bau wie die Spinnenaugen und entfernen sich bereits vom Bau des einschichtigen Stemma. Nach der oben vertretenen Auffassung dürfen die so auffällig übereinstimmend gebauten Mittelaugen der Spinnen und jene Insectenstemmata nicht als homologe Bildungen betrachtet werden, sondern es ist anzunehmen, dass verschiedene Wege zu dieser scheinbar so gleichartigen Ausbildung führten.

[1]) Die neuen Angaben von Kishinouye und Purcell's Beobachtungen (pag. 597), wonach die vorderen Mittelaugen mittelst Inversion, die übrigen jedoch ohne dieselbe entstehen, würden die oben ausgesprochene Vermuthung einer Zurückführung der ersteren auf die Mittelaugen der Scorpione, der letzteren auf deren Seitenaugen zu grosser Wahrscheinlichkeit erheben.

Nach dem, was bisher über Bau und Entwicklung der Arachnidenaugen bekannt geworden, ist man nicht berechtigt, an dem Vorgang der Umlagerung zu zweifeln. Die genaueren Umstände dieser besonders von Mark und Parker verfolgten Vorgänge sind freilich noch nicht zur Genüge bekannt, um schon jetzt ein sicheres Urtheil über das Wesen derselben zu gestatten. Mark hat sich vor Allem bemüht, das Morphologische der Vorgänge zu erklären. Um seine Auffassung zu verstehen, ist aber nöthig, eine andere Ansicht vom Zustandekommen der Arachnidenaugen, als die in Vorstehendem vertretene, kurz zu berühren.

Wir leiteten die zusammengesetzten Augen der Scorpione und des Limulus von höher organisirten (Facetten-)Augen her; eine andere, besonders von Ray Lankester vertretene Auffassung lässt sie aus einem einfachen Auge (Stemma, Ocellus) durch Gruppirung der Retinaelemente zu Retinulae entstehen. Das Seitenauge von Limulus würde nach dieser

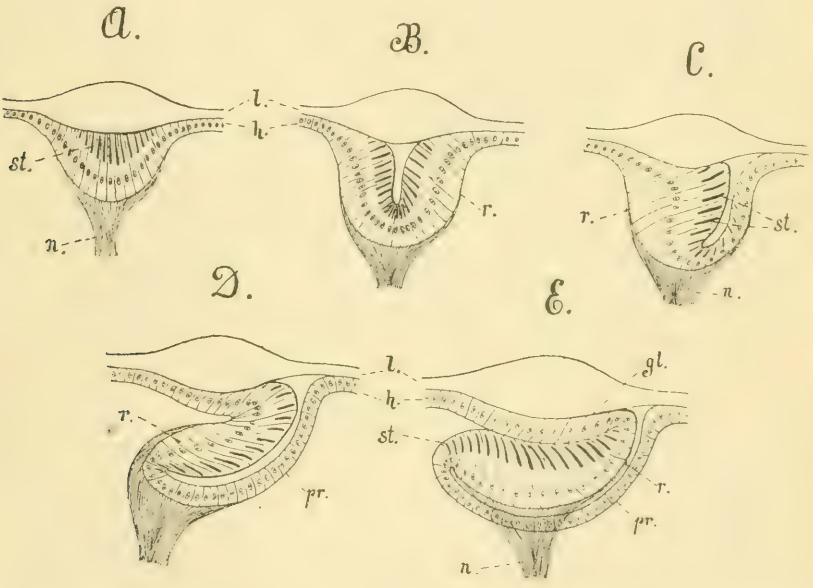


Fig. 381. *A—E* schematische Darstellung der Entstehung der Arachnidenaugen (grösstentheils nach E. L. Mark).

gl Glaskörper, *h* Hypodermis, *l* Linse, *n* Sehnerv, *pr* Postretinale-Schicht, *r* Retina, *st* Stäbchen.

Auffassung ein späteres Stadium darstellen, in dem auch bereits eine Sonderung der Linsen eingetreten ist, welche, weiter fortschreitend, zur Bildung des Facettenauges führt. Obwohl diese Auffassung eine in verschiedener Hinsicht befriedigendere Erklärung der einzelnen Augenformen zulässt, vermochten wir uns derselben doch nicht anzuschliessen, weil uns für die Annahme eines Zerfalls der continuirlichen Retina in einzelne Gruppen kein genügender Grund vorhanden zu sein scheint.

Leichter wird es bei der directen Herleitung des Arachnidenauges vom Ocellus die Entwicklungsvorgänge zu erklären. Die Einstülpung entspricht dann der primären Augengrube. Fasst man jedoch das Auge als ein zusammengesetztes auf, wie wir es thaten, so besteht es aus einer Summe von

Einzelaugen, und die Einstülpung ist nicht mit der primären Augengrube vergleichbar, sondern muss vielmehr als eine secundäre Bildung angesehen werden, welche das ganze Gesichtsfeld in Form einer Einfaltung nach innen verlagert, ein Vorgang, welcher nicht ohne Weiteres zu verstehen ist. Der Vorgang der Umkehrung bleibt übrigens auch dann im Ganzen der gleiche. Für den einfacheren Fall der Ableitung vom Ocellus wird derselbe von Mark durch Verkümmerung eines Theils der Retina und stärkere Entwicklung des andern Theils bei gleichzeitiger Verrückung der Linse gegen den letzteren erklärt (Fig. 381 *A*—*C*). Der stärker entwickelte Theil der Retina kommt immer mehr unter die Linse zu liegen (Fig. 381 *D* und *E*). Während an der nunmehr nach aussen sich kehrenden Fläche die Nerven verkümmern, sollen andere mit dem inneren Ende dieser Zellen in Verbindung treten (*D* und *E*). Die Stäbchen, deren ursprüngliche Lagerung wohl hinter den Kernen war (*D*), werden nun vor denselben gefunden (*E*). Mark fasste die rundlichen Gebilde, welche man im Mittelauge des Scorpions hinter den Kernen findet, die sog. Phaosphären Ray Lankester's als Reste der ursprünglichen Stäbchen auf, während die jetzt vor den Kernen vorhandenen Stäbchen (*E*, *st*) Neubildungen darstellen. Da man die „Phaosphären" aber auch in den nicht durch Inversion entstehenden Seitenaugen des Scorpions findet (Ray Lankester, v. Carrière), so lässt sich diese Auffassung nicht aufrecht erhalten.

Werden die beiden Auffassungen von dem Zustandekommen der Arachnidenaugen gegen einander abgewogen, so dürfte als wichtiges Moment dabei noch in Betracht kommen, dass sich die zusammengesetzten (Facetten-) Augen auf einer convexen Basis aufbauen, die Arachnidenaugen aber eine concave Basis besitzen wie die einfachen Augen, und dadurch mehr den Charakter der letzteren zeigen. Für die zusammengesetzten Augen des Limulus fällt dieses Merkmal übrigens weg, denn dessen Grundlage ist eine ungefähr ebene Fläche.

Der vorstehende Versuch, die verschiedenen Arachnidenaugen in Beziehung zu einander zu bringen, wurde unternommen, um die durch die Entwicklungsgeschichte bekannt gewordenen Thatsachen mit dem Bau des ausgebildeten Auges in Einklang zu bringen. Vielleicht müsste dabei das physiologische Moment grössere Berücksichtigung finden. Es soll hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass Vorstehendes eben nur ein Versuch ist, das Verständniss der Arachnidenaugen zu erleichtern, bis durch weitere Untersuchungen eine noch genauere Kenntniss des Baues und der Entwicklungsvorgänge derselben erlangt ist, welche bisher in vielen Punkten noch recht dunkel sind. Bei der ausgedehnten Litteratur des hier behandelten Gebietes musste davon abgesehen werden, die Ansichten der einzelnen Autoren in der Weise zu würdigen, wie dies sonst gewöhnlich in diesem Buche geschah. Der Gegenstand wurde daher in etwas freierer Weise behandelt.

D. Die Respirationsorgane.

Die Lungen. Die beiden Lungen der Dipneumones entstehen in Form zweier weiter Einsenkungen an der Basis der Abdominalextremitäten des zweiten Segmentes (Salensky, Bruce, Morin). Was über ihre weitere Ausbildung bekannt geworden ist (Schimkewitsch, Locy), darf wohl so gedeutet werden, dass sie in entsprechender Weise entstehen, wie die Lungen der Scorpione, weshalb wir auch zum Theil auf diese verweisen können (pag. 552).

Die Lungensäcke sind von dem Stigma aus nach vorn gerichtet. Am vorderen Ende, und wohl besonders auch am ventralen Theil des Sackes, findet die Einfaltung (Bildung der Lungenblätter) statt. Der Hohlraum zwischen den beiden Lamellen jedes Blattes geht direct in die Leibeshöhle über, so dass die Blutzellen in die Lungenblätter hineintreten können. Die beiden Lamellen verbinden sich durch zellige, wohl dem Mesoderm entstammende Querbrücken (Locy), welche auch beim ausgebildeten Thier vorhanden sind (Fig. 382) und dort muskulöser Natur sein sollen (Mac Leod). An der freien, d. h. nach dem Hohlraum des Lungensackes gerichteten Fläche der Blätter wird eine Cuticula abgeschieden, welche an der nach der Ventralseite gerichteten Fläche homogen und von gleichmässiger Dicke erscheint, während sie an der Dorsalseite stärker und mit kleinen, zähnchenartigen Verdickungen besetzt ist (Locy), ein Verhalten, welches auch beim erwachsenen Thier die Oberseite von der Unterseite jedes Blattes unterscheidet (Fig. 382).

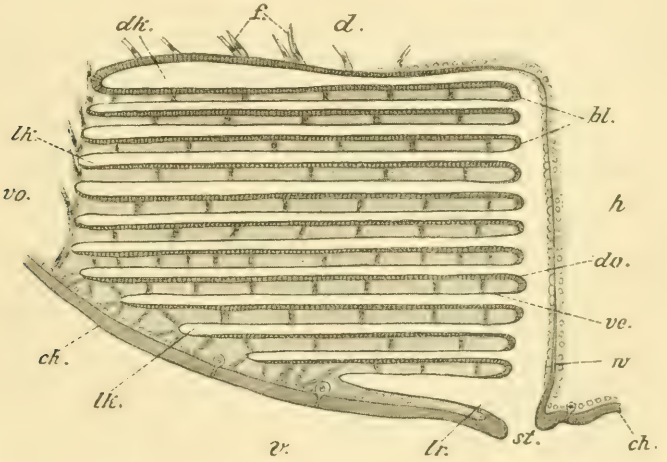


Fig. 382. Ein etwas schematischer Längsschnitt durch eine Spinnenlunge (nach Mac Leod).

bl Lungenblätter, *ch* Chitindecke des Körpers, darunter die Zellen der Hypodermis, *d* Dorsalseite, *dk* dorsale Luftkammer, *do* dorsale Fläche des Lungenblattes, mit dickerer Chitinlage und Zähnchen ausgestattet, *f* Bindegewebsfasern, welche dem Lungensack anhaften, *h* Hinterseite, *lk* Luftkammern, *lr* gemeinsamer Luftraum des Lungensackes, *st* Stigmenspalte, *v* Ventralseite, *ve* ventrale Fläche eines Lungenblattes mit dünner, gleichmässiger Chitinlage, *vo* Vorderseite, *w* Hinterwand des Lungensackes mit der zelligen Matrix. Zwischen den beiden Lamellen jedes Lungenblattes (*bl*) erkennt man die dunkel gehaltenen Querbrücken.

Es ist schon früher (pag. 532) darauf hingewiesen worden, dass die Lungen der Arachniden in ihrem morphologischen Verhalten eine grosse Uebereinstimmung mit den Kiemen der Xiphosuren zeigen. Zudem hebt Kingsley hervor (No. 61), die Anlage der Lungen bei den Spinnen und die der Kiemen bei Limulus sei so übereinstimmend, dass die eine für die andere gelten könne. Auch die Kiemen des Limulus werden nämlich bei der Anlage etwas unter das Niveau der Ventralfläche eingesenkt. Vor Allem ist aber die Lage der entstehenden Lunge an der Hinterseite der Extremität von Wichtigkeit. Wir sind daher geneigt, die Lungen der Arachniden auf früher vorhandene Kiemen zurückzuführen, wie dies bereits

bei einer früheren Gelegenheit genauer erörtert wurde (pag. 532). Wenn die Kieme in der Weise ins Innere des Körpers einbezogen wird, dass der freie Hinterrand der Extremität durch seine theilweise Verwachsung mit der Körperdecke das Stigma liefert, so muss die nach unten gekehrte Fläche der dem Körper dicht anliegenden Extremität zur Körperdecke der betreffenden Stelle werden. Damit stimmt die Angabe von Morin überein, wonach die rudimentäre Extremität die äussere Decke der Lunge liefert. Bei einer derartigen Entstehung der Lungen ist es erklärlich, dass die Lungenblätter hauptsächlich von der ventralen Wand des Sackes entspringen (Fig. 382). Die Lungenblätter entsprechen direct den Blättern der Kiemen, wie sie noch jetzt bei Limulus gefunden werden. Wir beziehen also die Lungenblätter auf die Blätter der Kieme, ohne eine Umstülpung der letzteren anzunehmen, wie sie von einigen Seiten verlangt wurde (vgl. pag. 532). Es ist die Ansicht ausgesprochen worden, dass man bei einer derartigen phylogenetischen Entstehung des Lungenbuches erwarten sollte, die Blätter als vorspringende Falten an der Abdominalextremität auftreten zu sehen, ehe noch die Einsenkung erfolgt, so dass damit das Lungenbuch auch ontogenetisch das Stadium der Kieme durchlaufen würde. Ein derartiges ontogenetisches Stadium ist nicht vorhanden, sondern zuerst erfolgt die Einstülpung, und in ihr tritt sodann die Faltenbildung auf; aber es scheint uns zu weit gegangen, ein solches ontogenetisches Stadium zu verlangen und auf sein Fehlen einen Schluss im entgegengesetzten Sinne aufbauen zu wollen. Eine derartige zeitliche Verschiebung der ontogenetischen Bildungsvorgänge hat hier um so weniger etwas Unwahrscheinliches an sich, als auch die Kiemen des Limulus bereits etwas eingesenkt erscheinen.

Der wichtigste Anhalt, welchen die Entwicklungsgeschichte für den Vergleich der Arachnidenlungen mit den Kiemen der Xiphosuren liefert, ist ihre Entstehung an den abdominalen Extremitäten. Dazu kommt aber die auffällige Uebereinstimmung im Bau der ausgebildeten Organe, welche besonders durch Ray Lankester und Mac Leod hervorgehoben worden ist, sowie die canalartige Communication der Lungensäcke beider Seiten, welche allem Anschein nach ihr Homologon in einer ähnlichen Verbindung der beiderseitigen Kiemenhöhlen des Limulus findet.

Die Tracheen. Wenn das Lungenpaar der Dipneumones aus den zweiten Abdominalextremitäten hervorgeht, so ist anzunehmen, dass das dahinter gelegene zweite Lungenpaar der Tetrapneumones von den dritten Abdominalgliedmaassen herkommt. Nach Morin's Beobachtung verschwindet dieses Extremitätenpaar bei den Dipneumones; doch dürfte von genaueren, besonders darauf gerichteten Untersuchungen vielleicht der Nachweis erwartet werden, dass von ihm aus die beiden Tracheenstämme ihren Ursprung nehmen, welche bei den meisten Spinnen ausser den Lungen noch angetroffen werden. Bei wenigen Spinnen (den Gattungen Dysdera, Segestria, Argyroneta) findet man die beiden Stigmen dieser Tracheenstämme dicht hinter den Stigmen, welche zu den Lungen führen, und man möchte deshalb kaum daran zweifeln, dass sie den entsprechend gelegenen hinteren Stigmen der Tetrapneumones zu vergleichen sind. Wo sich zwei Stigmen (Salticus, Microphantes) oder, wie dies gewöhnlich der Fall ist, ein vereinigtes Stigmenpaar in Form eines queren Spaltes weit hinten, dicht vor den Spinnwarzen findet, dürfte anzunehmen sein, dass jenes zweite Stigmenpaar nach hinten verlagert wurde, in ähnlicher Weise wie auch die folgenden Extremitätenpaare als Spinnwarzen an das Hinterende des Körpers gedrängt werden.

Wie sich schon aus den vorstehenden Betrachtungen ergiebt, führen wir die Tracheen der Spinnen (und der Arachniden überhaupt) auf die Lungen zurück. Wir nehmen an, dass die Luftkammern der Lungen sich stark in den Körper hinein verlängerten, wobei sie gleichzeitig eine Verschmälerung erfuhren. Dadurch kam schliesslich die Form der Tracheen zu Stande. Die abgeplattete Form der Tracheen bei den Spinnen scheint auf den Ursprung von Lamellen hinzuweisen. Nach Mac Leod's Darstellung nimmt die in den Lungen am meisten dorsal gelegene Luftkammer (Fig. 382, *dk*), welche von der Wand des Lungensackes und der dorsalen Lamelle des letzten Blattes begrenzt wird, gewöhnlich eine von den anderen Kammern abweichende Gestalt an, indem sie sich (im Querschnitt gedacht) mehr abrundet und eine beinahe cylinderförmige Gestalt erhält, während die anderen Kammern nur schmale Spalträume darstellen. So nähert sich diese Kammer schon der Gestaltung der Tracheen, denen sie übrigens auch in der Structur ihrer ringsum von Chitinzähnchen besetzten Wandung gleicht. Damit ist bereits bei den eigentlichen Lungensäcken ein theilweiser Uebergang zur Form der Tracheen gegeben. Uebrigens zeigen die Tracheen auch insofern eine grosse Uebereinstimmung mit den Lungen, als sich zwischen den Hauptstämmen der beiden Seiten der Verbindungscanal erstreckt, welcher auch bei den Lungen vorhanden ist und dort ein wichtiges Vergleichsmoment mit den Kiemen des Limulus darbietet.

Der Process der grösseren Ausbreitung der Tracheen im Körper war höchst wahrscheinlich durch die Anpassung an das Leben in wenig feuchter Luft bedingt; er führte zu einer ganz ähnlichen Bildung, wie sie das Tracheensystem der übrigen luftathmenden Arthropoden darstellt. Bekanntlich sind auch die Tracheen der Arachniden vielfach als homolog mit den Tracheen der übrigen Arthropoden angesehen worden. Die Lungen liess man bei dieser Auffassung durch Abplattung und starke Verbreiterung aus Tracheenröhren hervorgehen. Eine solche Auffassung schien um so eher berechtigt, als die Tracheen auch bei den Arachniden (Pseudoscorpionen, Solpugiden, Phalangiden u. a.) mit einem Spiralfaden versehen sein können und dadurch eine wirklich auffallende Uebereinstimmung in der Structur mit den Tracheen der Insecten etc. zeigen. Wir haben bereits dargelegt, dass wir uns einer solchen Auffassung nicht anschliessen können, sondern für die Respirationsorgane der Arachniden eine gesonderte Entstehung annehmen. Uebrigens muss noch erwähnt werden, dass die Tracheen der Spinnen des Spiralfadens entbehren, dagegen feine Stacheln an ihrer Chitinauskleidung besitzen, welche in gleicher Weise auch den Lungen zukommen. Eine weitere Eigenthümlichkeit der Structur, welche die Tracheen der Arachniden von denjenigen der Insecten unterscheidet, und welche man in ähnlicher Weise bei den Lungen antrifft (Fig. 382 *f*), besteht in feinen Bindegewebsfasern, die von den Tracheen ausgehen und sich an anderen Theilen des Körpers inseriren. Entsprechende Bildungen sollen den Tracheen der Myriopoden und Insecten stets fehlen (Mac Leod, No. 10).

Das gleichzeitige Vorkommen von Lungen und Tracheen im Abdomen der Spinnen führte schon Leuckart (No. 8) auf die Raumverhältnisse des letzteren zurück, welche im breiten vorderen Theil eine massigere Entwicklung gestatten, im hinteren Theil aber zur Längsstreckung und weiteren Ausbreitung in dieser Richtung führen. Es ist hier also ein nur theilweiser Uebergang zur Athmung durch Tracheen vorhanden, der bei anderen Arachniden zur alleinigen Ausbildung eines Tracheensystems führt.

E. Die Spinndrüsen und die Giftdrüse.

Die Spinndrüsen entstehen als Einstülpungen des Ectoderms auf dem zu Spinnwarzen umgewandelten vierten und fünften Abdominalgliedmaassenpaar (Morin, Locy). Diese vier Spinnwarzen sind als die ursprünglichen zu betrachten und entsprechen wohl den bei den Tetrapneumones vorhandenen zwei Paaren (Schimkewitsch). Bei den Dipneumones können noch mehr Spinnorgane zur Ausbildung kommen. Bei ihnen liegt zwischen den vorderen und hinteren Spinnwarzen ein drittes Paar. Dasselbe ist weniger entwickelt und entbehrt der Gliederung, welche die beiden anderen besitzen können. Diese documentiren sich schon dadurch als rückgebildete Extremitäten. Die Spinndrüsen selbst dürften, wie schon früher bemerkt, als Cruraldrüsen aufzufassen sein. Die gleiche Bedeutung ist wohl der Giftdrüse zuzuschreiben, welche als Ectodermverdickung an der Spitze der Cheliceren entsteht und von da nach innen vorwuchert (Schimkewitsch).

Die Beziehung der abdominalen Extremitäten zu den verschiedenen Paaren von Spinnwarzen des ausgebildeten Thieres ist noch nicht als völlig festgestellt zu betrachten. Wenn zwei Paare mit ihren Drüsen aus den Extremitäten hervorgehen, ist nicht wohl anzunehmen, dass dass dritte Paar dazwischen unabhängig von einem Gliedmaassenpaar entsteht, und doch spricht Salensky von der Anlage eines dritten Paares zwischen den schon vorhandenen. Auf das Abdominalbeinpaar des dritten Segmentes ein Paar von Spinnwarzen zurückzuführen, scheint unthunlich, da an seiner Stelle beim Vorhandensein von vier Lungensäcken (Tetrapneumones) ein Paar derselben entstehen dürfte und da dieses Paar bei den Dipneumones zur Rückbildung gelangen soll, wie Morin angiebt. Dagegen wurde schon früher darauf hingewiesen (pag. 582), dass ausser den fünf ersten noch ein weiteres Paar von Abdominalextremitäten vorhanden zu sein scheint und vielleicht kommt diesem eine Bedeutung bei der Bildung eines Spinnwarzenpaares zu.

Ueber die Entwicklung des vor den vorderen Spinnwarzen gelegenen Cribrellums und eventuelle Beziehungen desselben zu den abdominalen Anhängen scheint bisher Genaueres noch nicht festgestellt worden zu sein.

F. Der Darmcanal und seine Anhangsgebilde.

Den Vorderdarm lernten wir bereits als eine zwischen den Kopflappen gelegene und deren Hinterrande genäherte, schon früh auftretende Einstülpung kennen (Fig. 370 *B*, pag. 582). Dieselbe verlängert sich nach hinten (Fig. 383 *A* und *B*), und aus ihr differenziren sich Pharynx, Oesophagus und Saugmagen. An den ersteren und letzteren setzen sich starke Muskelzüge an, welche nach der Körperwand verlaufen (Fig. 383 *A* und *B mu*): ein Muskelstrang, welcher vom Pharynx nach dem Rücken des Cephalothorax zieht, ein anderer, welcher vom Saugmagen aus die gleiche Richtung nimmt, und zwei laterale Muskeln, die vom Saugmagen aus nach den Rändern der Sternalplatten verlaufen.

Wie der Vorderarm, bildet auch der **Enddarm** verschiedene Abschnitte. Er entsteht erst in späterer Zeit, wenn die Umrollung schon weit gediehen ist, aus einer Einstülpung des letzten Segmentes (Fig. 383 *A*, *a*) und wächst nach vorn aus, doch so, dass sich das Vorderende des blindgeschlossenen Schlauches stark ausweitet und zu einer Blase wird

(Rectalblase, Fig. 383 *B*, *rb*), während ein kurzer hinterer Abschnitt, das eigentliche Rectum, schlauchförmig bleibt.

Der Mitteldarm geht bei den Spinnen aus den im Dotter vertheilten Entodermzellen hervor, wie man aus den in dieser Beziehung ziemlich übereinstimmenden Angaben der Autoren entnehmen muss. Seine Bildung beginnt am Hinterende des Körpers, und insofern möchte man eine

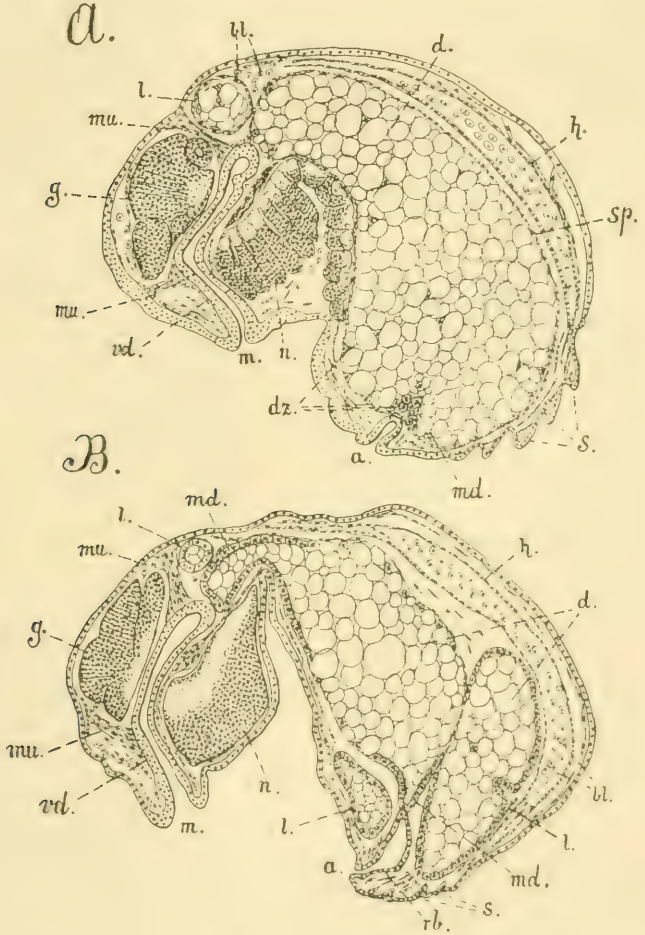


Fig. 383. *A* und *B* Längsschnitte durch Embryonen von Theridium maculatum in verschieden alten Stadien (nach Morin).

a After, *bl* Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *g* Gehirn, *h* Herz, *l* Leberlappen, *m* Mund, *md* Anlage des Mitteldarms, *mu* Muskeln, *n* Bauchganglien, *rb* Rectalblase, *s* Andeutung der äusseren Segmentirung, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *vd* Vorderdarm.

Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Scorpione finden; doch tritt ein ähnlicher Theil der Darmanlage, wie der am Hinterende, auch bald (vielleicht sogar gleichzeitig) im vorderen Theil des Körpers auf (Fig. 383 *A* und *B*, *md*).

In später Zeit der Entwicklung, erst wenige Tage vor dem Ausschlüpfen der Spinne, erscheint am Vorderende des Proktodäums eine Ansammlung von Entodermzellen (Fig. 383 A, *md*), die sich bald in regelmässiger Weise an der Peripherie des Dotters zu einem Epithel anordnen. So entsteht ein hinten geschlossenes, nach vorn offenes trompetenförmiges Gebilde, der hintere Theil der Anlage des Mitteldarmes (Fig. 383 *B*, *md*). Eine ganz ähnliche Bildung tritt vorn am blinden Ende des Stomodäums auf (*md*). Sie entstammt ebenfalls den Dotterzellen, deren Zahl sich stark vermehrt hat. Indem beide Theile mit ihren weiten, offenen Enden gegen einander hin wachsen und sich schliesslich vereinigen, erhält der Mitteldarm seinen Abschluss. Mit ihm verlöthen sodann Vorder- und Enddarm. Ehe dies aber geschieht, macht sich noch eine Bildung von complicirterer Art bemerkbar, das ist die Leber. Schon bevor die Ausbildung des Mitteldarmes begann, entstanden an dem splanchnischen Blatt des Mesoderms, welches (beim Fehlen des Mitteldarmepithels) dem Dotter direct anlag, Falten in ziemlicher Anzahl (Fig. 384 *f*), welche in die Dottermasse hinein wucherten und einzelne Complexe derselben fast ganz von der Hauptmasse isolirten (Fig. 383 *l*). In diesen abgespaltenen Dottercomplexen soll später die Bildung des Epithels auf dieselbe Weise wie in der Hauptmasse vor sich gehen, nämlich dadurch, dass die Dotterzellen an die Oberfläche treten und sich zu einer regelmässigen Lage anordnen. (?) Das so gebildete Epithel liegt nunmehr dicht unter dem splanchnischen Blatt des Mesoderms. — An den Stellen, wo die abgespaltenen Complexe mit der Hauptmasse des Dotters in Verbindung blieben, entstehen die Ausführungsgänge der Leber. Der gelappte Bau der letzteren entsteht in Folge weiterer Ausbuchtungen der Wandung. Als Ausstülpungen der Wand des Mitteldarmes werden wohl auch die Blindsäcke in seinem vorderen thoracalen Theil gebildet (? vgl. pag. 618). Nach Locy sollen sich (bei Agalena) diese Blindsäcke des Magens in die Basis der Extremitäten erstrecken, ein Verhalten, welches in auffallender Weise an den Bau der Pantopoden erinnern würde.

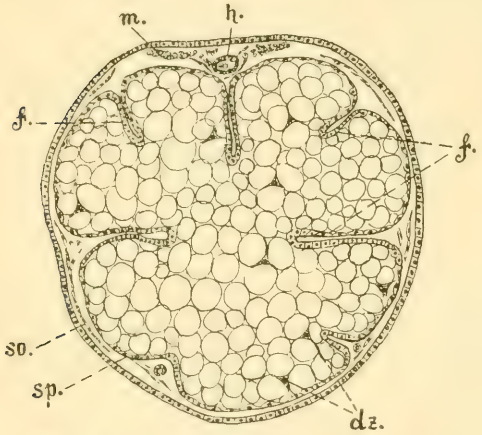


Fig. 384. Querschnitt durch das Abdomen eines Embryos von Pholcus phalangoïdes (nach Morin).

dz Dotterzellen, *f* Falten des splanchnischen Blattes, *h* Herz, *m* Muskeln, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Die völlige Ausgestaltung des Darmes erfolgt erst spät. Wenn die Spinne ausschlüpft, ist die Vereinigung der beiden Hauptanlagen des Mitteldarmes noch nicht erfolgt; es ist also noch die grösste Masse des Dotters vorhanden, und die junge Spinne vermag sich infolgedessen während der ersten Zeit ihres freien Lebens noch nicht selbstständig zu ernähren.

Die Bildung des Darmes wird von Locy und Morin in ziemlich übereinstimmender Weise behandelt und diese Darstellung lässt sich im Ganzen auch mit den Angaben von Balfour und Schimkewitsch vereinigen. Einzelne Differenzpunkte sind nicht wichtig genug, um hier darauf einzugehen. Anders verhält es sich jedoch mit der Entstehungsweise eines wichtigen Anhangstheiles des Darmes, nämlich der sog. Malpighi'schen Gefässe, deren Ursprung von den Autoren in abweichender Weise dargestellt wird.

Als **Malphighi'sche Gefässe** spricht man zwei lange, schlauchförmige Anhänge des Darmes an, welche sich ungefähr an der Stelle in den Darm öffnen, wo der Mitteldarm in den Enddarm übergeht. Bei der Bildung des Enddarmes wurde darauf hingewiesen, dass derselbe eine weite Auftreibung bildet, die Rectalblase, auch Cloake genannt. Bei Agalena, der in dieser Beziehung am genauesten untersuchten Form, liegt die Rectalblase dorsal, insofern sich das blinde Ende der hinteren Mitteldarmanlage mit der ventralen Wand des Enddarms verbindet, und zwar ziemlich weit hinten, so dass also der grösste Theil der Blase vor der Einmündungsstelle in den Enddarm gelegen ist. Bei Theridium und Pholcus allerdings mündet der Mitteldarm in das vordere Ende der Blase ein, wenn man nach den von Morin gegebenen Bildern urtheilen darf (Fig. 383 *B*). An dem bereits vereinigten Mittel- und Hinterdarm scheint es sehr schwer zu sein, die Zugehörigkeit der Parthien zum einen oder zum anderen festzustellen. So kommt es, dass die Ursprungsstelle der Malpighi'schen Gefässe von den Autoren verschieden gedeutet wird. Während nach Balfour, Schimkewitsch und Morin die Malpighischen Gefässe vom Proktodäum aus entstehen, treten Locy und Loman für einen entodermalen Ursprung derselben ein. Die Angaben der beiden letzten Autoren lauten bestimmter, als die der vorhergenannten, weil diese Forscher besonders auf den betreffenden Punkt achteten, was bei den anderen weniger der Fall war.

Locy spricht es ziemlich sicher aus, dass die Malpighi'schen Gefässe vom schlauchförmigen Abschnitt der hinteren Mitteldarmanlage entspringen, und Loman tritt auf Grund der histologischen Beschaffenheit des Darmes und der Lage der sog. Malpighi'schen Gefässe beim ausgebildeten Thiere entschieden für die entodermale Natur derselben ein. Trotzdem können wir diesen Punkt noch nicht für völlig entschieden halten, obwohl wir selbst Gelegenheit hatten, ihn zu prüfen und uns dabei die entodermale Natur der Schläuche als recht wahrscheinlich entgegentrat[1]). Es kommt hinzu, dass auch von den Malpighi'schen Gefässen der Scorpione bestimmt angegeben wird, sie würden vom Entoderm geliefert (pag. 553), und dass diejenigen Angaben, welche von einer ectodermalen Entstehung der Schläuche sprechen, noch weit weniger beweisend sind.

[1]) An Schnitten von jungen Spinnen (Tegenaria domestica), welche uns von Herrn Dr. A. Brauer freundlichst zur Verfügung gestellt wurden, ergab sich die Bildung des Darmes so, wie es oben für Agalena geschildert wurde: die trompetenförmige, hintere Mitteldarmanlage mit ihrer ventralen Einmündung in den Enddarm. Die Verbindung von Mitteldarm und Enddarm war schon hergestellt. Es schien ganz so, als ob die Schläuche vom entodermalen Theil ausgingen, aber völlige Gewissheit war über diesen Punkt nicht zu erlangen. Derselbe kann mit Sicherheit nur an etwas früheren Stadien entschieden werden, wenn die Verbindung von Mittel- und Enddarm noch nicht eingetreten ist; denn aus der Länge der Schläuche in den betreffenden Stadien darf geschlossen werden, dass sie bereits früher zur Anlage kommen.

Die Herleitung der sog. Malpighi'schen Gefässe von Mesodermsträngen und diejenige der Rectalblase von einem dem Schwanzabschnitt zugehörigen unpaaren Cölomsack (Kishinouye, No. 62) ist nach Allem, was wir von der Entstehungsweise dieser Gebilde wissen, zu unwahrscheinlich, als dass wir näher darauf eingehen könnten.

Würde sich die Zugehörigkeit der Schläuche zum Mitteldarm als sicher ergeben, so wäre damit ein weiterer Charakter gewonnen, welcher gegen die engere Verwandtschaft der Arachniden mit den Myriopoden und Insecten spräche. Jene Schläuche müssten dann für ähnliche Bildungen, wie die Anhänge des Mitteldarms bei einigen Crustaceen gehalten und dürften nicht mehr mit den Malpighi'schen Gefässen der Insecten verglichen werden.

Die mesodermalen Bildungen.

Der noch ungegliederte Keimstreifen (Fig. 365 *C*, pag. 577) wird zum Theil durch Erhöhung der Ectodermzellen, welche cylindrische Form annehmen, hauptsächlich aber durch die darunter liegende Mesodermschicht

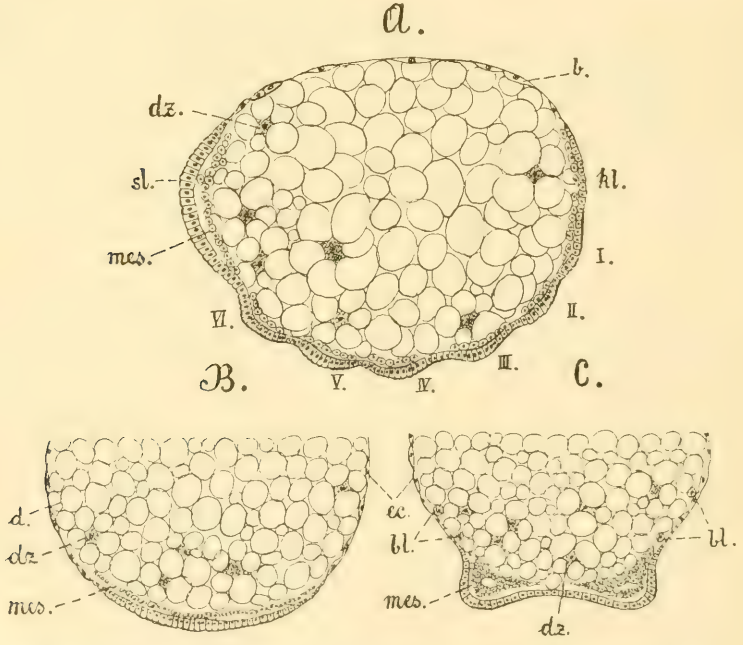


Fig. 385. *A—C*. *A* Längsschnitt, *B* und *C* Querschnitt durch junge Embryonen von Theridium maculatum (nach Morin).

b Blastoderm, *bl* Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *kl* Kopflappen, *mes* Mesoderm, *sl* Schwanzlappen, *I—VI* erstes bis sechstes Segment.

von dem übrigen Blastoderm unterschieden. Das Mesoderm stellt zuerst ein continuirliches Band dar, welches anfangs in einschichtiger Lage den ganzen Umfang des Keimstreifens einnimmt (Fig. 385 *B*), bald aber durch rege Zellvermehrung mehrschichtig wird und nunmehr eine Differenzirung

in der Art erfährt, dass es sich durch einen längs der Mittellinie auftretenden Spalt in zwei Mesodermstreifen trennt (Balfour, Locy). Dies tritt zu einer Zeit ein, wenn der Keimstreifen äusserlich bereits sechs Segmente aufweist (Fig. 367 *A*, pag. 579 und Fig. 385 *A* und *C*). Die äussere Segmentirung scheint der inneren voranzugehen, doch tritt auch die letztere sehr bald ein, indem die Mesodermstreifen in die Ursegmente zerfallen und in diesen die Segmenthöhlen erscheinen (Fig. 385 *A* und *C*). Zwischen den aufeinander folgenden Ursegmenten bilden sich Zwischenräume, die von Mesoderm ganz frei sind (Schimkewitsch, Morin, Fig. 385 *A*). Im Kopf- und besonders im Schwanztheil, wo die Differenzirung des Mesoderms in Ursegmente zuletzt eintritt, bleiben die beiden Mesodermstreifen im Zusammenhang. Die Differenzirung erfolgt von vorn nach hinten, mit Ausnahme der vordersten Segmente, welche, wie schon früher gezeigt wurde, bei den Spinnen wie auch bei den Scorpionen, etwas später als die folgenden Segmente des Cephalothorax zur Sonderung

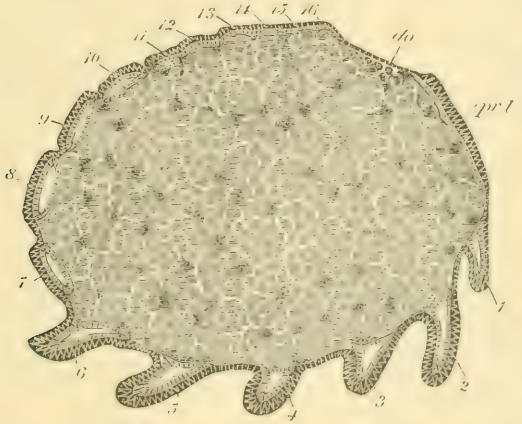


Fig. 386. Längsschnitt durch einen Embryo von Agalena labyrinthica ungefähr im Stadium der Fig. 369 (nach Balfour).

Der Schnitt ist seitlich von der Mittellinie geführt, so dass die Erstreckung der Ursegmente in die Extremitäten zur Anschauung kommt. Im Innern der Dotter mit den Dotterzellen.

do die kurze Parthie, welche nicht vom Keimstreifen bedeckt ist, *pr.l* Scheitellappen, *1—16* die Körpersegmente, *1* Cheliceren, *2* Pedipalpen, *3* erstes Beinpaar u. s. f.

gelangen. Die Zahl der Ursegmente entspricht derjenigen der Körpersegmente in der Weise, dass auf jedes der letzteren ein Paar kommt. Auch die Kopflappen besitzen ein solches, wie aus den Darstellungen von Balfour, Morin und Kishinouye zweifellos hervorgeht. Diese Verhältnisse gleichen also den früher für die Scorpione beschriebenen (Fig. 355 *A*, pag. 555). Im Cephalothorax und auch im Abdomen, soweit dasselbe Gliedmaassen besitzt, erstrecken sich die Ursegmente in diese hinein, ja ziehen sich sogar fast ganz in dieselben zurück (Fig. 386 und 387 *A*). Naturgemäss betheiligen sich auch die Mesodermstreifen an der Verlagerung, welche die beiden Hälften des Keimstreifens infolge des Hervordrängens der Dottermasse an der Ventralseite erfahren. Während sie vorher neben der ventralen Mittellinie gelegen waren (Fig. 385 *C*), erscheinen sie nunmehr weiter von derselben entfernt und durch den

sog. Dottersack getrennt (Fig. 371 *A*, pag. 584). Der Umfang der Segmenthöhlen nimmt beträchtlich zu, indem sich die Ursegmente gegen die Dorsalseite ausdehnen (Fig. 387 *B*). Dieser Vorgang entspricht ganz demjenigen, welchen wir bereits bei der Cölombildung der Anneliden kennen lernten (vgl. pag. 192).

Als Derivate der Ursegmente entstehen:

1) aus dem somatischen Blatt die Körpermuskeln, von denen (als Verdickungen neben der ventralen Mittellinie des Abdomens) besonders die beiden starken Längsmuskeln zu erwähnen sind, sodann das subcutane Bindegewebe. Auch das Innenskelet soll nach Schimkewitsch vom somatischen Blatt geliefert werden, doch vermögen wir diese Angabe nur ganz mit Reserve wiederzugeben. Weiter rührt die Bekleidung der durch Einstülpung des Ectoderms entstehenden Gebilde (Vorder- und Enddarm,

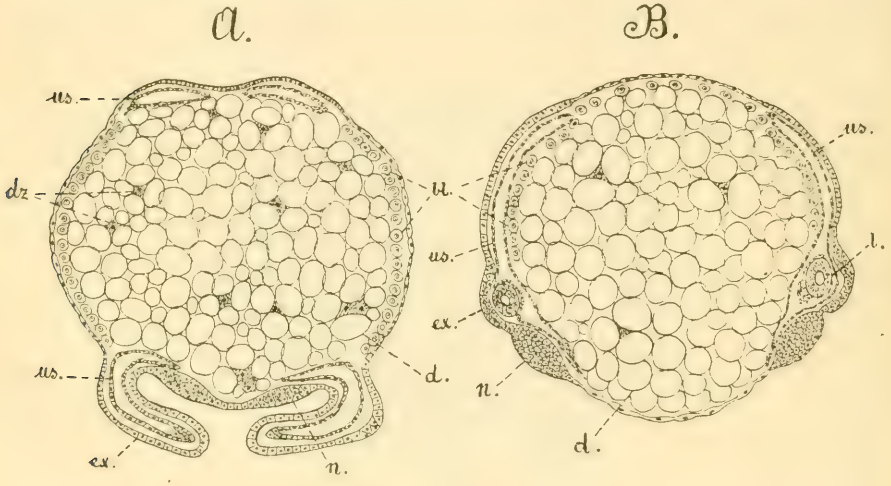


Fig. 387. *A* und *B* Querschnitte durch Embryonen von Theridium maculatum (nach Morin).

In *A* ist der um den Dotter gekrümmte Embryo zweimal getroffen und man erkennt unten die thoracalen Extremitäten und Ursegmente, während oben der Schnitt die abdominalen Ursegmente trifft. *B* Querschnitt durch das Abdomen eines älteren Embryos, in welchem die Ursegmente bereits grössere Ausdehnung erlangt haben.

bl Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ex* Extremitäten, *l* Lungeneinstülpung, *n* Anlage der Ganglienkette, *us* Ursegmente.

Lungen, Drüsen) sammt ihrer Muskulatur, also auch die schon früher erwähnte starke Muskulatur des Vorderdarmes, vom somatischen Blatt her.

2) aus dem splanchnischen Blatt die Bekleidung des Mitteldarmes, das Blutgefässsystem und die Geschlechtsorgane.

Bezüglich der Bildung der Coxaldrüsen muss auf das Verhalten der Scorpione verwiesen werden (pag. 557; vgl. auch pag. 619).

G. Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle.

Das Blutgefässsystem. Zur Zeit, wenn die Gliedmaassen schon ausgebildet sind, erscheinen über den Ursegmenten zwischen Ectoderm und Dotter grosse runde Zellen (Fig. 387 *A* und *B*, *bl*), bezüglich deren Entstehung die Forscher nicht übereinstimmen.

Balfour, welcher diese Zellen bereits bemerkte, leitete ihren Ursprung von den Dotterzellen her. Er führte auch die Entstehung des dorsalen Mesoderms auf diese Zellen zurück (Fig. 371, pag. 584). Diese letztere Annahme ist durch die übereinstimmenden Beobachtungen von Schimkewitsch, Locy und Morin, wonach sich die Ursegmente bis an die dorsale Mittellinie ausdehnen, zurückgewiesen. Die in späteren Stadien (Fig. 371) dorsal sich findenden Zellen gehören demnach den Ursegmenten an, wie in Fig. 387, *B* und Fig. 388. Doch sind ausser diesen Zellen noch die erwähnten grossen runden Zellen vorhanden (Fig. 387 *A* und *B bl*) und in Bezug auf deren Ursprung schliessen sich auch Schimkewitsch und Locy der Auffassung Balfour's an, dass dieselben von Dotterzellen herstammen. Neuerdings vertritt Kishinouye dieselbe Ansicht. Die Beschaffenheit dieser Zellen scheint eine solche Auffassung zu unterstützen. Sie sind weit umfangreicher, als die Zellen der Ursegmente (Fig. 387 *A* und *B*), trotzdem möchten wir sie im Anschluss an Morin von diesen ableiten und annehmen, dass ihre Ablösung von den Ursegmenten bereits in frühen Stadien erfolgte, wenn deren Zellen selbst noch grösser waren. Eine bessere Ernährung in der Nähe des Dotters wird auch bei eintretender Vermehrung eine Volumvergrösserung der Zellen bedingen. Für einen solchen Ursprung der Zellen spricht übrigens, dass sie nach Schimkewitsch auch in den Ursegmenthöhlen gefunden werden. Allerdings lässt sie dieser Forscher mittelst Durchbrechens der Segmentwand vom Dotter aus dahin gelangen, doch hat diese Auffassung nicht viel wahrscheinliches für sich.

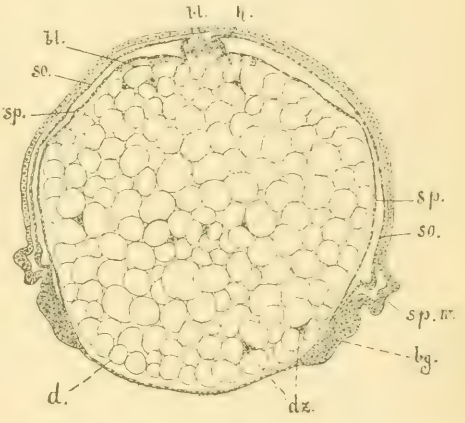


Fig. 388. Querschnitt durch das Abdomen eines Embryos von Pholcus phalangoides (nach Morin).

bg Bauchganglienkette, *bl* Blutzellen, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *h* Herz, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt, *sp.w* Spinnwarzen.

So lange der Ursprung der einzelnen, zwischen Ectoderm und Dotter gelegenen Zellen nicht sicher erwiesen ist, nehmen wir sie als Mesodermzellen in Anspruch, zumal wir glauben möchten, dass bei ihrer Zurückführung auf Dotterzellen die Vergleichung mit ähnlichen Vorgängen bei den Wirbelthieren eine Rolle gespielt hat. Diese vereinzelten Zellen werden nämlich zu Blutzellen. Dieselben sammeln sich während des Vorwachsens der Ursegmente am Rücken an (Fig. 387 *B*) und, da sie sich ziemlich eng an einander drängen, so bilden sie (hauptsächlich im Abdomen) eine Art zelligen Stranges, welcher das Zusammenschliessen der Ursegmente in der dorsalen Mittellinie verhindert (Fig. 388 *bl*) und so die Bildung eines dorsalen Mesenteriums, wie es bei den Anneliden zu Stande kommt, nur theilweise gestattet. Dieselben stossen deshalb erst über diesem Strang zusammen, um sich sodann auch unterhalb desselben zu vereinigen (Fig. 388 und Fig. 389 *A*). So wird das Herz gebildet, und zwar direct aus der Wand der Ursegmente, so viel man aus den Angaben der Autoren (Schimkewitsch, Locy, Morin) ersehen kann

(Fig. 389 *A* und *B*). Mit der Ausbildung des Herzens würde infolgedessen an dieser Stelle der Zusammenhang der zelligen Elemente der Ursegmente gelöst werden (Fig. 389 *B*). Bei der Herzbildung der Anneliden spalten sich die betr. Zellen von den Ursegmenten ab und ebenso verläuft dieser Vorgang bei den Mollusken, wie später gezeigt werden wird.

Die isolirten Zellen, welche sich zu dem Strang vereinigt hatten, werden zu Blutzellen. Ihre dichte Anlagerung hatte zusammen mit der an sie angedrängten Ursegmentwand die Veranlassung gegeben, das Herz von einer soliden Mesodermmasse abzuleiten, die sich längs der dorsalen Mittellinie

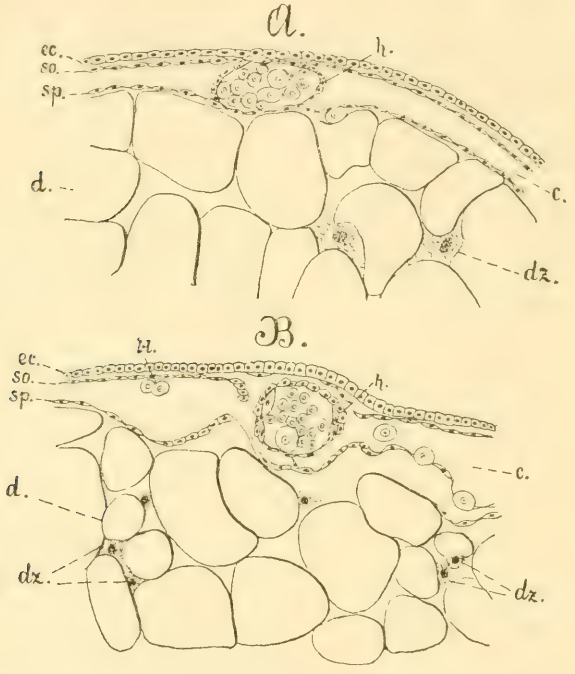


Fig. 389. *A* und *B* Theile von Querschnitten durch das Abdomen von Embryonen des Theridium maculatum. Bildung des Herzens (nach Morin).
bl Blutzellen, *c* Cölomhöhle, *d* Dotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *h* Herz, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt.

erstreckt (Balfour), doch bewahrheitet sich diese Auffassung nicht, vielmehr lässt sich die Bildung des Herzens direct auf den gleichen Vorgang bei den Anneliden zurückführen. Die Höhlung des Herzens entspricht einem Theil der primären Leibeshöhle, welcher von den Ursegmenten beiderseits umschlossen wird.

Das Herzrohr liegt in einer Einsenkung des Dotters (Fig. 389 *B*). Letzterer ist nur vom splanchnischen Blatt des Mesoderms bedeckt, da das Mitteldarmepithel noch fehlt. Von jenem Theil der Splanchnopleura soll sich eine Mesodermlamelle abspalten, welche das Herz umwächst und das Pericardium bildet (Schimkewitsch). Vom somatischen Blatt aus sollen dann die Flügelmuskeln des Herzens gebildet werden. Als

Ausstülpungen des Pericardiums entstehen die Pulmonalvenen, während die vordere und hintere Aorta, sowie die seitlichen Arterien als Verlängerungen des Herzens bezw. als Ausstülpungen desselben ihren Ursprung nehmen (Schimkewitsch).

Während der Hohlraum des Herzens als Theil der primären Leibeshöhle erscheint, würde der Pericardialraum nach Schimkewitsch einem Theil der secundären Leibeshöhle entsprechen. Das Pericardium der Arachniden bildet einen Schlauch und lässt sich mit dem gleichnamigen Gebilde der Insecten nicht vergleichen. Ehe man aber Sicheres über die Natur des Pericardiums aussagen kann, müssen noch genauere Angaben über seine Entstehungsweise abgewartet werden.

Die Leibeshöhle. Wie bei den übrigen Arthropoden, ist auch bei den Arachniden das Blutgefässsystem gegen die Leibeshöhle nicht abgeschlossen, sondern die letztere wird direct in die Circulation des Blutes mit einbezogen. Trotzdem macht sich ein auffallender Unterschied in der Bildungsweise der Leibeshöhle gegenüber den Crustaceen, sowie den Myriopoden und Insecten geltend. Während bei diesen die Ursegmente wenig umfangreich werden und schon frühzeitig eine Rückbildung erleiden, erreichen sie bei den Arachniden eine beinahe so bedeutende Ausdehnung, wie bei den Anneliden (Fig. 387 und 388). Stark entwickelt sind die Ursegmente im Anfang auch bei Peripatus (Fig. 442, pag. 709), aber diese Form verhält sich doch im Ganzen so, wie die Insecten, da auch bei ihr sehr bald die Ursegmente im Wachsthum zurückbleiben und durch Abgabe reichen Zellenmaterials zum grossen Theil einem baldigen Zerfall unterliegen. Die definitive Leibeshöhle bildet sich (als Pseudocoel) ausserhalb der Ursegmente. Etwas anders dürften sich in dieser Beziehung die Arachnoiden verhalten. Allerdings ist es schwer, aus den vorliegenden Angaben bereits ein sicheres Urtheil zu gewinnen, da man bisher auf die Bildung der definitiven Leibeshöhle noch wenig Gewicht gelegt hat. So viel ist aber sicher, dass die Ursegmente noch in ziemlich vorgeschrittenen Stadien der Entwicklung eine bedeutende Ausdehnung besitzen (Fig. 388 und 389). Zwischen ihrem somatischen und splanchnischen Blatt ist ein ziemlich umfangreicher Hohlraum vorhanden, von welchem wir annehmen müssen, dass er bei eintretender Vereinigung der Segmenthöhlen direct in die definitive Leibeshöhle übergeht. Freilich dürfte wohl auch hier nicht die Leibeshöhle bis zuletzt das Cölomepithel bewahren, sondern schliesslich zerfällt die Wand der Ursegmente ebenfalls (Fig. 389 *A* u. *B* und Fig. 383 u. 384, pag. 609 u. 610), indem sie Muskulatur und Bindegewebselemente liefert, so dass zuletzt auch bei den Arachniden ein ähnlicher Zustand eintritt, wie er bereits auf weit früheren Entwicklungsstadien von den Crustaceen, Myriopoden und Insecten erreicht wird.

Die Segmentirung des Mesoderms beginnt zu schwinden, wenn die Ursegmente schon einen ziemlichen Umfang erreicht haben und der Embryo selbst sich ungefähr auf dem Stadium der Fig. 369 befindet. Im Cephalothorax fliessen die Segmenthöhlen in einander, indem die trennenden Wände (Dissepimente) durch Abgabe einzelner Zellen zerfallen (Schimkewitsch). Aus diesen einzelnen Zellen werden wahrscheinlich Blutkörperchen. Die Ursegmente der Scheitellappen scheinen schon früher mit denjenigen des Chelicerensegmentes zusammengeflossen zu

sein, wenigstens spricht Schimkewitsch von einem Zusammenhang beider, den er allerdings anders deutet.

Wenn wir Schimkewitsch recht verstehen, so nimmt er an, das Ursegmentpaar des Chelicerensegmentes spalte sich von demjenigen des Kopfes ab; wir würden eher geneigt sein, an das umgekehrte Verhalten zu denken, d. h. eine Ausdehnung des ersten Rumpfsegmentes in den Kopfabschnitt anzunehmen. Doch scheint aus den vorliegenden Angaben und Abbildungen zweifellos hervorzugehen, dass dem Kopf- und Chelicerensegment getrennte Ursegmente zukommen. Dann würde eine ähnliche Vereinigung dieser beiden Segmentpaare stattfinden, wie sie Kleinenberg für Lumbricus beschrieben hat.

Die beiden Segmenthöhlen des Kopfes vereinigen sich auch unter sich; dass im Rumpf ebenfalls eine Vereinigung der beiderseitigen Segmenthöhlen stattfinden muss, geht schon aus den bei der Bildung des Herzens besprochenen Vorgängen hervor (Fig. 389). Dies gilt wenigstens für die Dorsalseite; an der Ventralseite sind die Ursegmente zunächst noch weit von einander entfernt (Fig. 388), doch rücken sie allmählich auch gegen die ventrale Mittellinie vor, so dass sie sich dann um die ganze Masse des Dotters herum erstrecken. Im Abdomen bleiben die Ursegmente länger getrennt, entsprechend ihrer späteren Differenzirung. Wenn auch sie mit einander verschmolzen sind, stellt das Mesoderm zwei umfangreiche Blätter dar, welche in einander übergehen: ein äusseres, das somatische, und ein inneres, das splanchnische Blatt, dazwischen die secundäre Leibeshöhle (Schimkewitsch).

Vom splanchnischen Blatt aus wachsen die schon bei der Bildung des Darmes erwähnten Falten in den Dotter hinein (Fig. 384, pag. 610), um auf diese Weise einzelne Complexe von ihm abzutrennen, welche den späteren Leberlappen entsprechen. Wir möchten hier noch ganz besonders auf das bemerkenswerthe Verhalten aufmerksam machen, dass der Dotter so lange Zeit allein vom Mesoderm begrenzt wird (Fig. 388 u. 389) und das Mitteldarmepithel erst sehr spät zur Ausbildung kommt (Fig. 383, pag. 609), ja die Bildung eines umfangreichen Theiles des Mitteldarmes, diejenige der Leber, scheint sogar durch das Mesoderm eingeleitet zu werden.

Ob die Vertheilung der Falten der echten Segmentirung entspricht, scheint zweifelhaft, obwohl das Auftreten von vier Paar seitlicher Falten im Cephalothorax darauf hinweisen könnte. Es scheint, dass diese den thoracalen Blindsäcken des Mitteldarmes entsprechen (?), denn auch im Abdomen tritt eine Anzahl von Falten auf, und sie sind es hauptsächlich, welche zur Bildung der Leber Veranlassung gehen (Morin). Die in den Dotter eindringenden Falten kommen nicht nur von der Seite her, sondern auch von oben oder unten und stellen infolgedessen sowohl quergerichtete, wie auch längsverlaufende Blätter dar (Schimkewitsch), so dass ihre Rückführung auf die Scheidewände der Somiten, wie sie wohl Balfour im Auge hatte, nicht durchgängig möglich ist.

Ein dem Fettkörper der Insecten ähnliches Gewebe, welches in der Leibeshöhle vorhanden ist (Ray Lankester's lacunäres Blutgewebe), lässt Schimkewitsch wie einen Theil der Blutkörperchen aus den in die Leibeshöhle eingewanderten Dotterzellen gebildet werden, und diese Zellen sollen sich auch zu einer „peritonealen Lage" anordnen, welche die inneren Organe umhüllt. In beiden Fällen werden wir nach dem früher Gesagten geneigt

sein, diese Bildungen vom Mesoderm, d. h. von den Ursegmenten herzuleiten, obwohl solches erst durch genauere Untersuchungen festzustellen wäre. Beim Vorhandensein eines Peritoneums müsste es von Interesse sein, zu erfahren, wie sich dasselbe zu dem ursprünglichen Cölomepithel verhält.

H. Die Coxaldrüsen.

Die Coxaldrüsen, welche von den bereits ausgeschlüpften jungen Spinnen beschrieben werden, zeigen grosse Uebereinstimmung mit denen der Scorpione, so dass wohl auch ihre Entstehungsweise eine ähnliche sein dürfte (pag. 557). Nur bei jungen Spinnen liess sich für gewöhnlich ein Ausführungsgang dieser Drüsen nachweisen, welcher an der Basis der dritten Gangbeine ausmündet (Bertkau, No. 51). Bei den Jungen von Atypus fand Bertkau auch an den vorderen Beinpaaren ähnliche und entsprechend gelagerte Spalten, wie die Mündungen der Coxaldrüsen des dritten Beinpaares, woraus man auf das ursprüngliche Vorhandensein mehrerer Paare von Coxaldrüsen geschlossen hat.

Wenn Kishinouye die Coxaldrüsen aus einer sich schlauchförmig verlängernden Einstülpung des Ectoderms hervorgehen lässt, so widerspricht dies nicht nur ihrer Bildungsweise beim Scorpion, wo sie aus dem Mesoderm

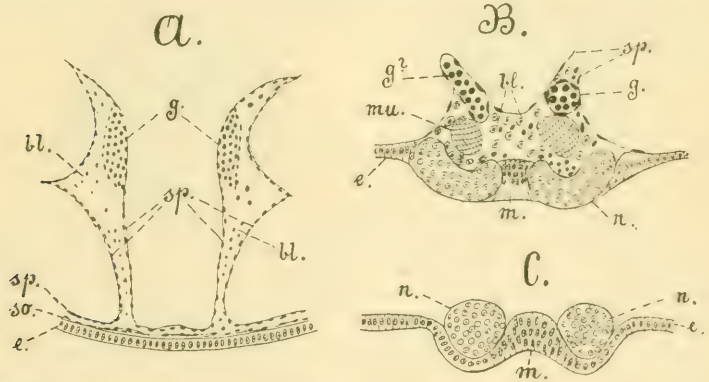


Fig. 390. *A—C* Theile von Querschnitten von Pholcus phalangoides (*A*) und Lycosa saccata (*B* u. *C*), welche durch verschiedene Gegenden des Abdomens der Embryonen geführt wurden (nach Schimkewitsch).

bl Blutzellen, bezw. abgelöste Mesodermzellen, *e* ectodermale Körperbedeckung, *g* (und wohl auch *g²*) die nach der Ventralseite hinabsteigende Parthie der Genitalanlage, *m* mittlere Parthie der Anlage des Bauchstranges, *mu* Muskeln, *n* Anlage des Bauchstranges, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

entstehen (pag. 557), sondern auch ihrer Beziehung zur Leibeshöhle. Nach Kishinouye's eigener Angabe öffnet sich nämlich die schlauchförmige Anlage der Coxaldrüse an ihrem inneren Ende trichterförmig in das Cölom, so dass dadurch die auch bisher schon angenommene Auffassung der Drüse als Nephridium eine Bestätigung findet, vorausgesetzt, dass sich die betr. Angaben als richtig erweisen. Bei einer Entstehung aus dem Ectoderm würde man die betr. Organe nicht für Coxal-, sondern für Cruraldrüsen halten und erwarten müssen, dass sie blind endigende Schläuche darstellen. Für Nephridien hält aber auch der neueste Bearbeiter der Coxaldrüsen der Arachnoiden, Sturany (No. 14), diese

Organe. Wenn seine Vermuthung, dass ein Endsäckchen vorhanden ist, wie bei den Crustaceen, sich als richtig erweist, so müsste dieses wohl einem Theil der Leibeshöhle entsprechen. Wir verweisen in dieser Beziehung auf das bei Betrachtung der Coxaldrüsen der Scorpione Gesagte (pag. 557).

I. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane entstehen nach Schimkewitsch im vorderen Theil des Abdomens innerhalb der beiden Längsfalten des splanchnischen Blattes, welche von der Ventralseite aus in den Dotter aufsteigen. An dem medianen Blatt dieser Falten tritt je eine eiförmige Verdickung auf (Fig. 390 *A*). Dieselbe besteht aus grösseren centralen und flachen peripheren Zellen, welche letztere eine umhüllende Membran darstellen (Fig. 390 *B*). Das Vorderende dieser Gebilde krümmt sich nach der Ventralseite und soll den Ausführungsgängen entsprechen, während das übrige die Keimdrüsen darstellen soll. Beim Ausschlüpfen der jungen Spinne fehlt die Communication der Leitungsorgane mit der Aussenwelt noch und wird erst später durch eine unpaare Ectodermeinstülpung hergestellt (Schimkewitsch).

Die bisherigen Kenntnisse über die Entstehung der Geschlechtsorgane sind noch zu unvollkommen, um eingehende Vergleichungen zu gestatten, immerhin geht aus den kurzen Mittheilungen von Schimkewitsch so viel mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass der grösste Theil des Genitalapparates vom Mesoderm geliefert wird.

VII. Acarinen.

Die Eiablage. Die meisten Milben legen Eier ab, einige (z. B. Halarachne) sollen vivipar sein. Andere bezeichnet man als ovovivipar, indem der Embryo bei der Ablage des Eies schon weit entwickelt ist und bald nachher ausschlüpft. So verhalten sich z. B. einige Gamasiden und Oribatiden. Die Eier der Milben sind von einer mehr oder weniger starken Schale umgeben, welche zuweilen mit Höckern oder erhabenen Leisten bedeckt ist. Bei Tyroglyphus setiferus ist die Schale dick und von feinen Porenkanälen durchsetzt, wahrscheinlich um das Ei vor dem Zerdrücktwerden zu schützen. Diese Eier finden sich an faulen Strünken u. dergl. Ueberhaupt sind die Orte, an welchen die Eier der Milben abgelegt werden, entsprechend deren Lebensweise, sehr verschiedene. Man findet sie auf feuchter Erde, an Abfällen, auf Blättern, Früchten u. s. f. Parasitische Milben legen ihre Eier an oder in den Körper ihres Wirthes ab. Die Eier von Trombidium werden in grösseren Häufchen, durch eine Klebmasse vereinigt, abgesetzt. Zuweilen sind die Eier gestielt; bei Myobia musculi zeigen sie am hinteren Pol einen Fortsatz, mit dem sie an den Mäusehaaren befestigt werden. Manche Oribatiden tragen die Eier auf dem Rücken befestigt (Haller), andere legen sie in der abgeworfenen Chitinhaut oder in einem Theil derselben ab (so z. B. Hoplophora). Gewöhnlich sind die Eier kugelrund (Fig. 391), seltener oval oder länglich wie bei Myobia (Fig. 392). Im Verhältniss zu ihrer Grösse sind sie sehr dotterreich.

1. Die Embryonalentwicklung.

Die Embryonalentwicklung ist wegen der geringen Grösse der Eier schwer zu verfolgen und daher nicht genau bekannt. Die eingehendsten Angaben rühren noch von Claparède her (No. 77). Danach tritt bei Tetranychus telarius an der Oberfläche des Eies ein von Protoplasma umgebener Kern auf (Fig. 391 *A*), welcher sich bald theilt. Durch wiederholte Theilungen (Fig. 391 *B*) geht aus ihm eine grössere Anzahl von Kernen hervor. Jeder dieser Kerne ist von einem Plasmahofe umgeben. Die Kerne bleiben an der Peripherie des Eies liegen, und indem sich ihre Zahl noch weiter vergrössert (Fig. 391 *C*), entsteht aus ihnen und dem umgebenden Plasma das Blastoderm.

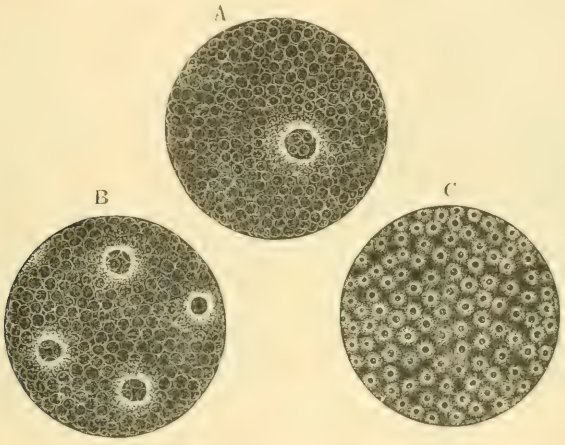


Fig. 391. Furchung und Blastodermbildung des Eies von Tetranychus telarius (nach Claparède, aus Balfour's Handbuch).
Die Dotterkörner sind durch helle Kreise dargestellt (*A* und *B*). Die Kerne mit dem umgebenden hellen Protoplasmahof sind weit grösser als sie. *C* ein Ei im Stadium der Blastodermbildung.

Nach Robin und Mégnin (No. 104) soll sich bei den Sarcoptiden das Ei total furchen. Sie beobachteten bei dem noch im Oviduct befindlichen Ei den Zerfall in vier Furchungskugeln. Wenn sich dies wirklich so verhält, so möchte man an ein weiteres Fortschreiten desselben Processes denken, der sich schon bei der Furchung der Spinneneier findet, aber dort noch nicht zu einem völligen Zerfall des Eies in Furchungskugeln führt. Einer totalen Furchung soll auch das Ei von Chelifer unterliegen (pag. 560) und ähnliches wird, wenigstens für die späteren Stadien, auch für die Eier der Phalangiden angegeben (pag. 564).

Das Blastoderm wurde bei einer Anzahl von Milben beobachtet und stellt immer eine dünne, den Dotter umschliessende einschichtige Zellenlage dar. Bei der weiteren Entwicklung erfährt dieselbe eine Verdickung derjenigen Parthien, welche der späteren Bauchfläche und zumal der Kopf-, sowie Schwanzgegend entsprechen. So kommt auch hier ein Keimstreifen zu Stande (Fig. 392 *B*), welcher wohl die gleiche Entstehungsweise wie derjenige anderer Arachniden besitzt. Anfangs stellt er einen gleich-

mässig verdickten Streifen dar, später zerfällt er in zwei symmetrische Hälften, indem sich in der Medianlinie eine Dotterfirste vordrängt. Auch dies verhält sich also wie bei den Araneinen. Der Keimstreifen gliedert sich (Fig. 392 *A*); der Kopflappen, welcher sich bei Myobia wie bei den Spinnen nach der Dorsalseite herum schlägt (Fig. 392 *B*), setzt sich gegen den Rumpf ab und ebenso tritt der Schwanzlappen hervor. Die dazwischen gelegene Parthie, welche dem Cephalothorax entspricht, ist in eine Anzahl von Segmenten gegliedert, an welchen bald die Anlagen der Mundwerkzeuge und Beinpaare als Stummel hervortreten (Fig. 392 *B*). Diese Segmentirung ist bei anderen Milben weniger deutlich, später tritt sie bekanntlich ganz zurück. Das Abdomen ist, wie man sieht, bei einem solchen Embryo noch verhältnissmässig umfangreich; bekanntlich wird es bei den meisten Milben stark reducirt oder vereinigt sich doch mit dem Cephalothorax.

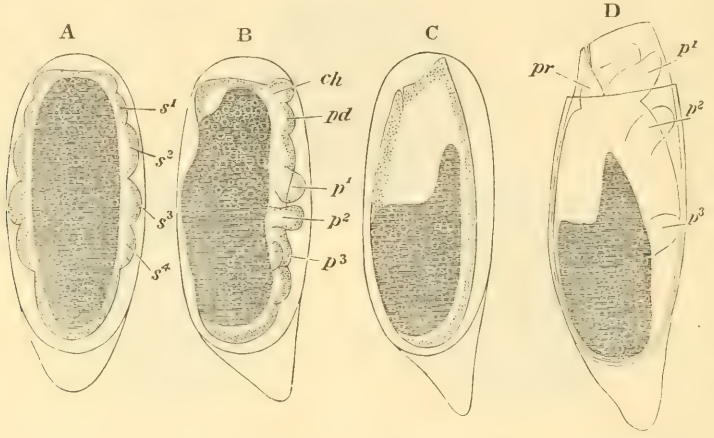


Fig. 392. *A—D* Embryonalentwicklung und Bildung der ersten Larvenhaut bei Myobia musculi (nach Claparède, aus Balfour's Handbuch).

In *D* ist die Eihaut gesprengt und der von der ersten Larvenhaut umgebene Embryo ist im Begriff, das Ei zu verlassen.

ch Cheliceren, *pd* Pedipalpen, p_1—p_3 die ersten drei Beinpaare, *pr* Rüssel (durch Verschmelzung von Cheliceren und Pedipalpen entstanden), s^1—s^4 vier postorale Segmente. Der Dotter ist dunkel gehalten.

Ehe noch die Entwicklung so weit vorgeschritten ist, hebt sich bei Atax vom Embryo eine zarte structurlose Haut ab, welche denselben in Form einer geschlossenen Hülle, ähnlich einer zweiten Eihaut, umgiebt (Fig. 393 *dm*). Bei anderen Milben erfolgt dieser Vorgang erst später, wenn die Extremitäten bereits vorhanden sind, so dass diese an der Hülle in Form von Scheiden um die eigentlichen Gliedmaassen erscheinen (Fig. 394 *dm*). Dadurch giebt sich die abgehobene Haut deutlich als eine Larvenhaut zu erkennen. Von ihr soll später noch die Rede sein.

Die Entwicklung des nunmehr von einer doppelten Hülle umschlossenen Embryos geht in der Weise weiter, dass die bisher nur von der dünnen Zellenschicht des Blastoderms bedeckte Rückenfläche mit in die weitere Ausbildung des Körpers einbezogen wird. Dies geschieht wohl durch Vorwachsen der mesodermalen Elemente nach der Rückenfläche. Der Dotter behält noch längere Zeit sein früheres Aussehen

(Fig. 392—395), doch muss man wohl annehmen, dass auch hier schon die Bildung des Entoderms begonnen hat. Ueber die Ausbildung der Keimblätter und die Anlage der Organe ist bei den Milben Genaueres nicht festgestellt worden.

Die Extremitäten des Embryos wachsen in die Länge (Fig. 393 und 395 *A*) und erhalten ihre Gliederung (Fig. 394). In dem Stadium der Fig. 393 und zumal den folgenden Stadien zeigen die Embryonen mancher Milben eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Spinnen (Fig. 393 u. 399 *A*). Die Cheliceren und Pedipalpen vereinigen sich zur Bildung des Rüssels (Fig. 395). Das Abdomen überwiegt jetzt (bei Atax) noch bedeutend gegenüber dem vorderen Körpertheil (Fig. 395). Beinpaare sind nur drei vorhanden, wenn der Embryo die Hüllen durchbricht und zu freiem Leben gelangt (Fig. 393—395 p_1—p_3). Wir treffen also bei den Milben ein Larvenstadium an, welches nur drei Beinpaare besitzt und sich dadurch von dem mit vier Beinpaaren versehenen ausgebildeten Thier unterscheidet; im Uebrigen zeigt es aber mit dem letzteren grosse Uebereinstimmung der äusseren und inneren Organisation.

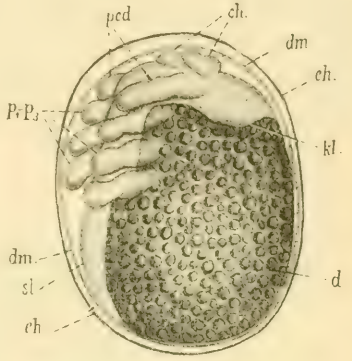


Fig. 393. Embryo von Atax bonzi, umgeben von der Deutovummembran und der Eihülle (nach Claparède).

ch Cheliceren, *d* Dotter, *dm* Deutovummembran, *eh* Eihaut, *kl* Kopflappen, p_1—p_3 die drei Beinpaare, *ped* Pedipalpen, *sl* Schwanzlappen.

2. Die Bildung der Larvenhäute und der weitere Entwicklungsgang.

Wie erwähnt, wird bei manchen Milben, z. B. Atax, schon in einem früheren Stadium, wenn die Gliedmaassen noch nicht vorhanden oder erst angedeutet sind, eine cuticulare Haut vom Embryo abgestossen. So kommt das „Deutovum" Claparède's zu Stande, d. h. der innerhalb der Eischale von einer zweiten Hülle umschlossene Embryo (Fig. 393). Die Aehnlichkeit mit dem Zustand des Eies wird dadurch verstärkt, dass der Embryo nach der Abstossung der Hülle eine Rückbildung seiner äusseren Gestalt erfahren kann. Bei Trombidium und Myobia wird die cuticulare Haut erst nach der Anlage der Gliedmaassen abgestossen (Fig. 394). Bei der ersteren Form besitzt sie infolgedessen Anhänge, welche die Extremitäten wie eine Scheide umschliessen (Henking). Myobia zeigt jedoch andere Verhältnisse (Claparède). Die Extremitäten sind hier in der gewöhnlichen Weise gebildet worden (Fig. 392 *B*). Wenn sie bereits etwas in die Länge gewachsen sind, legen sie sich dicht an die Bauchfläche an und flachen sich allmählich so stark ab, dass sie kaum noch über die Oberfläche des Körpers vorragen. Der ganze Embryo stellt nunmehr wieder einen ovalen anhangslosen Körper dar (Fig. 392 *C*). In diesem Zustande löst sich von ihm eine cuticulare Hülle ab, welche in der Gegend des Vorderendes dorsal (im Nacken.

wie Claparède sagt) ein zahnartiges Gebilde trägt. Dasselbe setzt sich aus zwei dicht an einander gedrängten dünnen Chitinspangen zusammen. In den Figuren 392 *C* und *D* ist dieses Gebilde nicht gut dargestellt und erscheint eher wie ein Spalt (an der linken Seite der inneren Hülle). Claparède glaubt, dass der Zahn zur Sprengung der Eihüllen dient. Also hat derselbe die gleiche Function wie der Eizahn der Spinnen (pag. 588), doch braucht kaum besonders bemerkt zu werden, dass in Folge der verschiedenen Lagerung eine Homologie beider Gebilde nicht vorliegt. Eher liesse sich dasselbe noch mit dem Eizahn der Phalangiden vergleichen (pag. 565).

Der Embryo tritt, umgeben von der cuticularen Hülle, aus der Eischale heraus (Fig. 392 *D*), bleibt aber noch zum grössten Theil von ihr umhüllt. Dies erinnert an die Bildung der Cuticularhaut bei den Spinnen, welche schon im Ei angelegt wird und den ausgeschlüpften, noch bewegungslosen Embryo umhüllt. Jetzt sprossen die Gliedmaassen abermals hervor, werden aber in ähnlicher Weise wie vorher zurückgebildet und eine zweite cuticulare Haut wird abgestossen, so dass der grössere Theil des Embryos ausser von der Eischale von zwei weiteren Häuten umschlossen wird. Damit ist das „Tritovum" Claparède's gebildet. In ihm erreicht der Embryo die Gestaltung, in welcher er als sechsfüssige Larve das Ei verlässt.

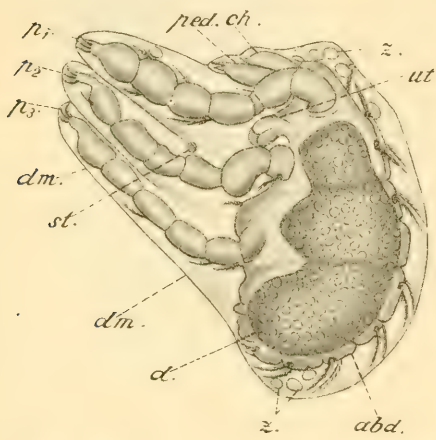


Fig. 394. Die sechsbeinige Larve von Trombidium fuliginosum, umschlossen von der Deutovummembran (nach Henking).

abd Abdomen, *ch* Cheliceren, *d* Dotter (Mitteldarm), *dm* Deutovummembran, p_1—p_3 erstes bis drittes Beinpaar, *ped* Pedipalpen, *st* „Stigma", *ut* „Urtrachee", *z* isolirte Zellen unter der Deutovummembran.

Myobia zeigt durch die Abscheidung zweier Häute innerhalb des Eies besonders complicirte Verhältnisse. So weit bekannt, wird gewöhnlich nur eine solche Hülle im Ei gebildet (Fig. 393). Aufzufassen ist die Bildung dieser Hüllen im Ei wahrscheinlich als eine schon sehr früh eintretende Häutung, die wohl ursprünglich während des Larvenlebens stattfand. Diese Auffassung wird dadurch unterstützt, dass im späteren Entwicklungsgang mehrere ganz ähnlich verlaufende Häutungen auftreten. Der Embryo kann auch thatsächlich, von dieser ersten Larvenhaut umgeben, das Ei verlassen. Bei Myobia wird die Eischale allerdings nur gesprengt, um einen Theil des „Deutovums" heraustreten zu lassen (Fig. 392 *D*), bei anderen Milben jedoch, z. B. bei Atax und Trombidium, wird die Eischale ganz abgeworfen und der Embryo (oder eigentlich die Larve) macht, nur von der Deutovummembran umgeben, die weitere Entwicklung durch (Fig. 394 u. Fig. 395 *A* und *B*). Die Extremitäten erhalten erst jetzt ihre Gliederung, die Augen treten auf und die innere Organisation vervollständigt sich (Fig. 395 *B*).

Die Eier von Atax bonzi werden in das Gewebe der Muschel (Unio) abgelegt, in welcher die Milbe lebt. Hier findet sich also auch

das „Deutovum". Wenn der Embryo die gehörige Reife erreicht hat, durchbricht er die Hülle und gelangt als sechsbeinige Larve in die Mantelhöhle der Muschel. Bei anderen Milben führt die Larve ein freies Leben.

Die Bildung von Larvenhäuten innerhalb des Eies erinnert an die bei den Crustaceen unter ähnlichen Umständen sich abspielenden Vorgänge. Die frühe Abscheidung der cuticularen Hülle, wie sie z. B. von Atax beschrieben wurde, findet ihr Analogon in der Bildung der Cuticula blastodermica vieler Krebse. Sackförmig ist auch die Hülle, in welcher der Embryo von Apus das Ei verlässt, um wahrscheinlich in ihr noch einen Theil seiner Entwicklung bis zum Nauplius durchzumachen. Andere Larvenhäute von Crustaceen werden, wie bei einigen Milben, erst später gebildet und sind in Folge dessen schon mit Anhängen versehen (vgl. pag. 322).

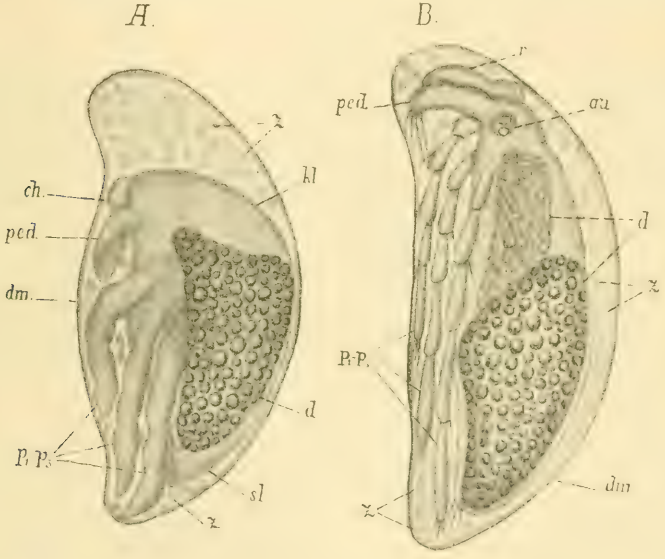


Fig. 395. *A* und *B* die sechsbeinige Larve von Atax bonzi in der Deutovummembran. Zwei verschiedene Entwicklungsstadien (nach Claparède).

au Auge, *ch* Cheliceren, *d* Dotter, *dm* Deutovummembran, *kl* Kopflappen, p_1—p_3 die drei Beinpaare, *ped* Pedipalpen, *r* Rüssel (grösstentheils aus den Cheliceren hervorgegangen), *sl* Schwanzlappen, *z* Zellen zwischen der Körperhaut und der äusseren Membran („Hämamöben").

Die Larve. Die sechsbeinige Larve der Milben zeigt im Ganzen eine grosse Uebereinstimmung des Baues mit den ausgebildeten Thieren. Es ist dies zumal dann der Fall, wenn die Larve die gleiche Lebensweise wie die Imago besitzt, was beispielsweise bei den Halacariden (Halacarus spinifer nach Lohmann, No. 92) der Fall ist. Aehnlich verhalten sich manche Trombidinen, während andere Angehörige dieser Familie Abweichungen im Bau der Larve vom ausgebildeten Thier zeigen. Diese Verschiedenheiten bestehen hauptsächlich in einem etwas primitiveren Verhalten der Larvenorganisation. Hervorzuheben ist hiervon besonders die Segmentirung des Körpers. Beim Embryo von Tyroglyphus siro tritt an der hinteren

Parthie des Cephalothorax eine deutliche Gliederung in drei Segmente hervor, welche auch noch bei der Larve nachzuweisen ist (Claparède). Diese Segmente entsprechen den Beinpaaren. Bei der Larve von Trombidium lässt sich eine Gliederung des Cephalothorax in sechs Abschnitte erkennen, welche den Gliedmaassenpaaren entsprechen (Henking). Sogar das Abdomen zeigt noch eine Gliederung, so bei Trombidium (Fig. 394), und den Oribatiden (Henking, Michael, No. 97). Es ist dann umfangreicher, als dies bei der in Fig. 396 abgebildeten Gamasus-Larve der Fall ist. Uebrigens kann die Segmentirung des Abdomens in einzelnen Fällen erhalten bleiben, wie der von Kramer (No. 89) beschriebene Alycus roseus beweist. Bei dieser Milbe zerfällt das Abdomen des ausgebildeten Weibchens in sieben deutliche Segmente, und auch am Thorax ist noch eine Gliederung zu erkennen. Eine Segmentirung des Cephalothorax und Abdomens scheint auch bei Angehörigen der Gattung Dendroptus nachweisbar zu sein (Kramer, No. 87 und 88).

Die besonders von G. Haller (No. 83) vertretene und durch A. C. Oudemans (No. 11) vertheidigte Auffassung, wonach bei den Milben eine grössere Anzahl von Mundgliedmaassen als bisher angenommen wurde, vorhanden sei (drei bis vier Paare) und wonach aus dem häufigen Auftreten einer zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar gelegenen Furche geschlossen wird, dass die hinter dieser Furche gelegene Parthie des Körpers dem Abdomen zugehöre, die beiden hinteren Beinpaare also Abdominalextremitäten seien, wird durch die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte nicht bestätigt. Diese lässt vielmehr nur die Anlage der beiden längst bekannten Paare von Mundwerkzeugen (Cheliceren und Pedipalpen) erkennen (Fig. 393—395). Bezüglich der Auffassung der beiden hinteren Beinpaare als Abdominalextremitäten weist Henking ausdrücklich darauf hin, dass dieselbe für Trombidium nicht zutreffe. Dasselbe gilt auch für die Entwicklung anderer Milben.

Die Mundwerkzeuge der Larve zeigen bereits den Charakter derjenigen des ausgebildeten Thieres, d. h. die Cheliceren sind zur Bildung eines Rüssels vereinigt, an welcher sich auch die basalen Parthien der Pedipalpen betheiligen (Fig. 395 *B*). Der grösste Theil der letzteren stellt die Taster dar. Der Hohlraum des Rüssels führt in einen muskulösen Pharynx, an den sich der cylindrische Oesophagus anschliesst. Dieser durchsetzt das Centralnervensystem, welches (bei Trombidium nach Henking) aus einer voluminösen Bauchganglienmasse und dem weniger umfangreichen Gehirn besteht. Der Oesophagus geht in den geräumigen Mitteldarm über, welcher Leberblindsäcke nach vorn und hinten aussendet (Fig. 396 *ls*). Der Mitteldarm verschmälert sich nach hinten wieder und mündet in die Rectalblase ein. Hier entspringen die beiden umfangreichen „Malpighi'schen Gefässe" (*vm*), welche man bisher als Ausstülpungen des Enddarmes angesprochen hat.

Wenn sich die sog. Malpighi'schen Gefässe der Scorpione und Araneinen als Divertikel des Mitteldarmes erweisen sollten, wie zu vermuthen ist (vgl. pag. 553 u. 611), so müssten auch die Malpighi'schen Gefässe der Milben daraufhin genauer geprüft werden. Da der Enddarm der Milben gegenüber dem Mitteldarm eine gewisse Selbstständigkeit erlangt (Henking, Mac Leod), so würde dadurch die Entscheidung der Frage nach der Natur jener Anhänge bei den Milben möglicher Weise erleichtert werden.

Der After liegt am Ende des Abdomens oder ist, wie bei Trombidium, mehr nach vorn gerückt. Bei Trombidium zeigt der Mitteldarm an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen eine Einschnürung, und hier liegen (im ersten Abdominalsegment) zwei bohnenförmige Körper, welche Henking für die Anlagen der Keimdrüsen hält. Dieselben wür-

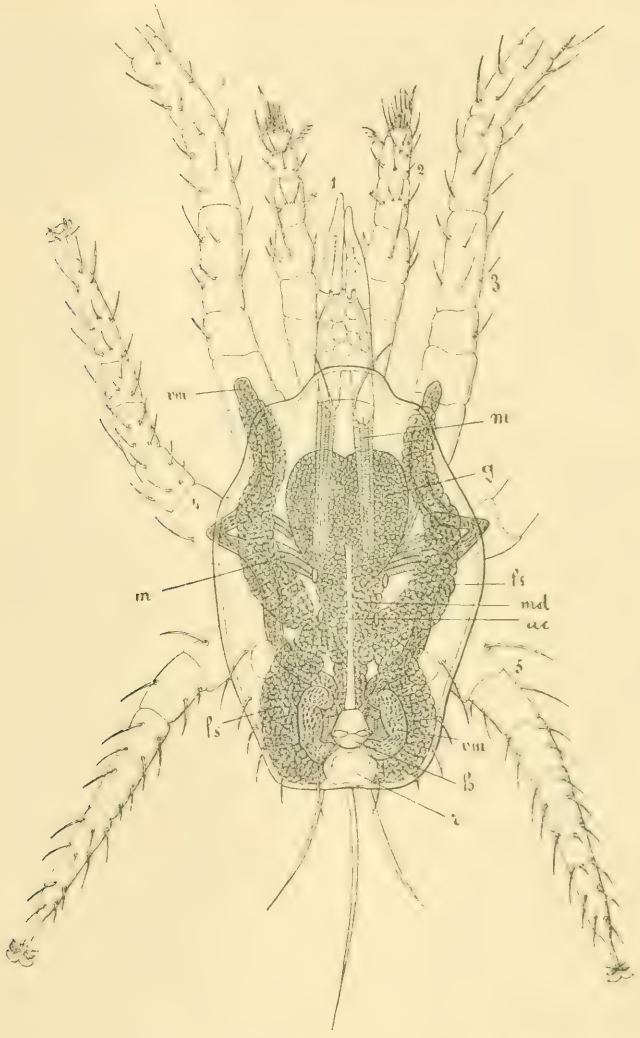


Fig. 396. Larve von Gamasus fucorum (nach Winkler, aus Lang's Lehrbuch).

1 Cheliceren, *2* Pedipalpen (Taster), *3—5* Gangbeine, *ac* Aorta cephalia, *g* Gehirn, *h* Herz, *ls* Leberblindsäcke, *m* Muskeln (Retractoren der Cheliceren), *md* Mitteldarm, *r* Rectalblase, *vm* Malpighi'sche Gefässe.

den also anfangs paarig sein und erst im Lauf der weiteren Entwicklung zu der unpaaren Keimdrüse verschmelzen, welche man vom ausgebildeten Thier kennt.

Von inneren Organen ist noch das Herz zu erwähnen, welches zwar nicht bei den Larven aller, aber doch einiger Milben vorhanden ist. Bei Gamasus liegt es als rundliches Gebilde am Ende des Abdomens (Fig. 396 *h*). Es besitzt ein Paar Spalten und geht nach vorn in eine Aorta über. Durch Bindegewebs-(oder Muskel-)fasern ist es an der Rückendecke suspendirt.

Die gedrungene Form des Herzens steht im Zusammenhang mit der Reduction, welche der Körper der Milben überhaupt erlitten hat. Winkler, welcher diese Verhältnisse genauer studirte (No. 105), macht darauf aufmerksam, dass bei den Pseudoscorpionen (Jugendform von Obisium silvaticum) das Herz zwar noch ziemlich lang gestreckt ist, aber doch nur ein Spaltenpaar (am hinteren Ende) besitzt. Ebenfalls reducirt, aber in geringerem Maasse, erweist sich das Herz junger Phalangiden, bei denen noch zwei Spaltenpaare vorhanden sind.

Bei den Larven von Trombidium liegt zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar jederseits ein halbmondförmiges Gebilde (Fig. 394 *ut*), welches durch eine Verdickung der Chitinhaut hervorgebracht wird. Im Stadium des Deutovum setzt sich daran aussen ein trichterförmiges Gebilde an, welches sich mit seinem verjüngten Ende an die Deutovum-Membran befestigt. Hier befindet sich eine Oeffnung (Fig. 394 *st*), welche Henking ebenso wie das halbmondförmige Gebilde an der Körperoberfläche der Larve für ein Stigma anzusehen geneigt ist. Diese Oeffnung führt durch Vermittelung jenes Trichters dem Embryo Luft zu. Bei der Häutung löst sich natürlich der Trichter vom Stigma ab (Fig. 394). Solche „Urtracheen" finden sich auch bei den Larven anderer Milben in entsprechender Lagerung.

Die frei lebenden Larven besitzen gewöhnlich ein Paar Augen oder Doppelaugen, welche am vorderen Rande des Gehirnes liegen. Da dieses selbst weit nach hinten gerückt erscheint, so sieht man auch die Augen weit hinten über der Basis des zweiten Beinpaares liegen (so bei Trombidium, Atax, Tetranychus). Die mittlere Parthie des Cephalothorax ist also ventral unter die vorderen Parthien desselben gerückt.

Die Nymphe. Nachdem die Larve je nach ihrer Lebensweise längere oder kürzere Zeit in der beschriebenen Gestaltung verharrte, schickt sie sich zu ihrer weiteren Verwandlung an. Bei Atax bonzi geschieht dies, indem sich die Larve in das Kiemengewebe der Muschel einbohrt und hier ihre Beweglichkeit verliert. Jetzt lösen sich die Weichtheile von der Chitinhülle ab; die der Extremitäten ziehen sich wie aus einem Futteral aus der Chitinbekleidung heraus. Die Chitinhülle selbst schwillt durch Aufnahme von Wasser ins Innere stark an und der Körper, welcher sich mit einer neuen Chitinhülle bekleidet, schwimmt innerhalb der weit abstehenden Hülle. Der Körper selbst ist beinahe kugelförmig geworden, indem die Extremitäten fast ganz zurückgebildet wurden, ähnlich wie dies schon früher für Myobia bei der Bildung des Larvenkörpers beschrieben wurde. Die Extremitäten sprossen dann wieder hervor, und zwar ist ein viertes Beinpaar hinzugekommen. Die so zu Stande gekommene Form stimmt noch mehr, auch in der Zahl der Extremitäten, mit dem ausgebildeten Thier überein, doch erreicht sie noch nicht völlig dessen Ausbildungsstufe und Geschlechtsreife. Sie wird als Nymphe bezeichnet und gelangt zu freiem Leben, indem sie die Larvenhaut durchbricht.

Das neu hinzukommende Beinpaar ist jedenfalls das vierte. So verhält es sich wenigstens in einigen sicher beobachteten Fällen, z. B. bei Trombidium (nach Henking), sowie bei Ixodes und einer anderen von Kramer beobachteten zur Gattung Dendroptus gehörigen Milbe, obgleich andrerseits von Kramer (No. 87) bestimmt angegeben wird, dass bei den Wassermilben, speciell bei der Gattung Nesaea eines der beiden ersten Beinpaare neu hinzukäme. Lohmann beobachtete, dass das zweite Beinpaar bei den Halacariden sich besonders langsam ausbildet, obwohl auch er das vierte Beinpaar als das neu hinzukommende ansieht. Oudemans (No. 11) dagegen legt besonderes Gewicht darauf, dass bei den Larven der Oribatiden das neu hinzukommende Beinpaar zwischen das erste und zweite der schon vorhandenen eingeschoben würde.

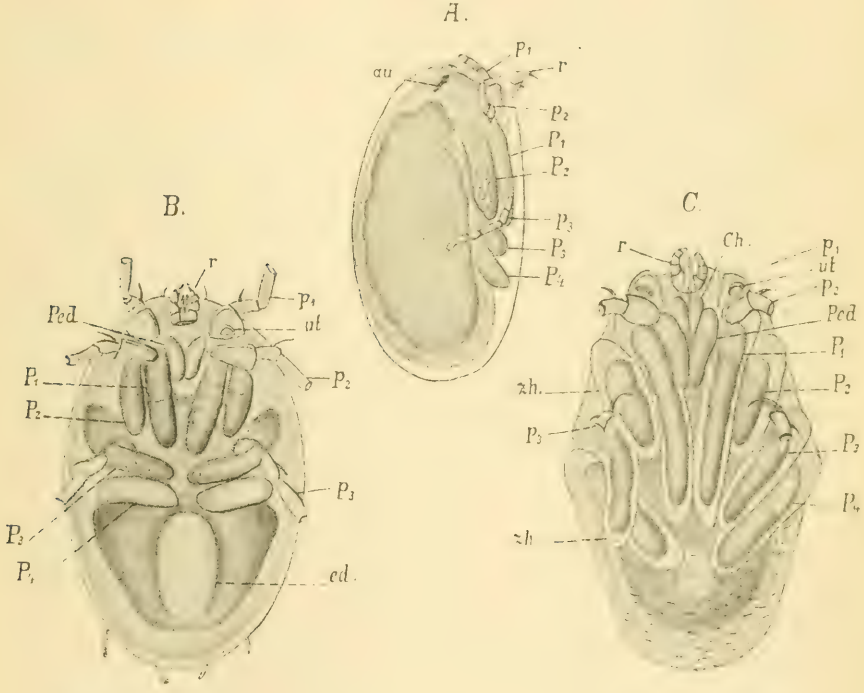


Fig. 397. *A—C* Larve von Trombidium fuliginosum im Stadium der Bildung von Puppe und Nymphe (nach Henking).

au Auge, *ed* Enddarm, p_1—p_3 Beinpaare der Larve, *r* Rüssel (Cheliceren und Pedipalpen) der Larve, *Ch* Cheliceren, *Ped* Pedipalpen, P_1—P_4 Beinpaare der Nymphe, *ut* Urtrachee, *zh* Zwischenhaut.

Der Uebergang der Larve zur Nymphe vollzieht sich bei anderen Formen in minder einfacher Weise, als dies oben geschildert wurde. Die sechsbeinige Larve von Rhyncholophus oedipodarum, welche sich am Körper einer Oedipoda festsetzt, häutet sich hier, und unter der Haut kommt eine sackartige Hülle ohne Anhänge zur Ausbildung, ähnlich dem Deutovum. Von diesem Gebilde wird die Larvenhaut abgestreift, bleibt aber daran hängen und bedeckt das hintere Drittel des Körpers als durchsichtiges Häutchen, an dem noch die drei Larven-

beine zu erkennen sind. Es wird also hier eine Puppe gebildet, welche auf die sechsbeinige Larve folgt. Aus ihr geht die Nymphe hervor (v. Frauenfeld No. 79).

Die Vorgänge bei Rhyncholophus machen die complicirten Bildungsprozesse verständlich, wie sie nach Henking bei Trombidium stattfinden. Dort geht die Larve wie in den vorher besprochenen Fällen ebenfalls in ein Ruhestadium über. Die Larven, welche ihren Darm durch das Aussaugen von Blattläusen prall gefüllt haben, verkriechen sich in die Erde. Ihr Körper bläht sich auf, die Weichtheile ziehen sich von der Chitinhülle zurück. Dabei finden jedenfalls wie bei der Verpuppung der Insecten histolytische Prozesse statt, denn die Gewebe nehmen ein mehr oder weniger degenerirtes Aussehen an (Henking, No. 85, Michael, No. 97). Nach Gudden (No. 81) und Mégnin (No. 96) findet sogar eine völlige Auflösung der Gewebe statt, wodurch die Aehnlichkeit mit der Verpuppung der Insecten noch erhöht wird. Aehnliche Vorgänge wiederholen sich beim Uebergang der Nymphe in die Imago und vollzogen sich wohl auch schon bei der Bildung der Larve im Ei (Deutovum und Tritovum).

Durch das Zurückziehen der Weichtheile von der Larvenhaut erscheint diese nur noch als blosse Hülle um den inneren Körper (Fig. 397 *A*), welcher Eindruck noch dadurch erhöht wird, dass die leer gewordenen Extremitäten gewöhnlich abbrechen (Fig. 397 *A—C*). Innerhalb der alten Larvenhaut findet nun nach Henking abermals die Bildung einer cuticularen Haut statt, welche nicht zur definitiven Chitinhaut der Nymphe wird, sondern der Puppenhülle von Rhyncholophus entspricht. Diese Haut (die sog. Zwischenhaut [Claparède] oder das Apoderma [Henking]) ist bei Trombidium nicht wie bei der letztgenannten Form sackförmig, sondern umscheidet die jetzt schon vorhandenen Extremitäten der Nymphe (Fig. 397 *C*). Unter dieser Haut kommt erst die Chitindecke der Nymphe zur Ausbildung. Es scheint, dass die Puppe die Larvenhaut abwerfen kann, doch tritt dies für gewöhnlich nicht ein, sondern die zum Ausschlüpfen reife Nymphe durchbricht beide Häute.

Die über die Bildungsweise der Zwischenhaut gemachten Angaben (Henking) erscheinen uns als etwas dunkler Natur. Danach soll diese Zwischenhaut ebensowohl wie die später beim Uebergang der Nymphe in die Imago gebildete und die jedenfalls entsprechende „Deutovum"-Membran von den unter der alten Larvenhaut, bezw. Eischale auftretenden einzelnen Zellen (Fig. 395 *A* und *B*, *z*, Claparède's Hämamöben) ausgeschieden werden. In diesem Falle würde die Auffassung des Vorganges als Häutungsprocess erschwert sein. Henking's Angaben lauten in dieser Hinsicht nicht völlig bestimmt, und wir sind geneigt, an ein Abheben der Zwischenhaut von der unterliegenden Hypodermis zu denken, wie sie bei der Bildung der darüber gelegenen Larvenhaut stattfindet.

Der Uebergang der Nymphe in das ausgebildete Thier erfolgt unter ganz ähnlichen Erscheinungen wie derjenige von der Larve zur Nymphe. Die letztere verbirgt sich und wird zu einer ruhenden Puppe. Unter der alten Nymphenhaut kommt wieder eine Zwischenhaut und die neue Chitindecke zur Ausbildung (Fig. 398 *zh*). Die Extremitäten der Nymphe, die wie früher leer geworden sind, werden theilweise abgestossen (Fig. 398); die Nymphenhaut selbst beginnt stellenweise abzubröckeln, und das fertige Thier durchbricht schliesslich die umgebenden

Häute, um als Imago zu neuem Leben zu gelangen. Es ist grösser als die Nymphe, aber kleiner als die Imago zur Zeit der Geschlechtsreife, doch besitzt es deren Organisation. Durch weiteres Wachsthum und völlige Ausbildung der Genitalorgane erreicht die junge Milbe die Geschlechtsreife.

Wie schon erwähnt, finden auch beim Uebergang der Nymphe zur Imago histolytische Processe statt. Dieselben erstrecken sich übrigens nicht auf alle Organe; so bleiben die Genitalorgane davon völlig verschont. — Das Tracheensystem der Nymphe, dessen Stigma an der Basis der Cheliceren liegt, geht nicht in das ausgebildete Thier über, sondern der Tracheenstamm bleibt in der abgeworfenen Larvenhaut zurück (Henking). Die früher (pag. 628) erwähnten „Urtracheen" haben mit dem definitiven Tracheensystem nichts zu thun.

Zusammenfassung. Abweichungen von dem gewöhnlichen Entwicklungsgang. Die Entwicklung der Milben vom Ei bis zum ausgebildeten Thier stellt sich dar als eine Aufeinanderfolge mehrerer Larven und Puppenstadien. Schon innerhalb des Eies tritt ein Zustand ein, welcher mit den späteren Puppenstadien grösste Aehnlichkeit hat (das Deutovum). Auf ihn folgt nach Abwerfung der Haut die freie, mit sechs Beinen versehene Larve. Diese begiebt sich zur Ruhe und in ihr entwickelt sich direct oder unter Bildung einer Puppenhaut die achtbeinige Nymphe. Auch sie macht einen Ruhezustand durch und aus ihr geht dann nach Abwerfung der Nymphenhaut oder unter abermaliger Bildung einer Puppenhülle die junge Milbe in der Gestaltung des geschlechtsreifen Thieres hervor.

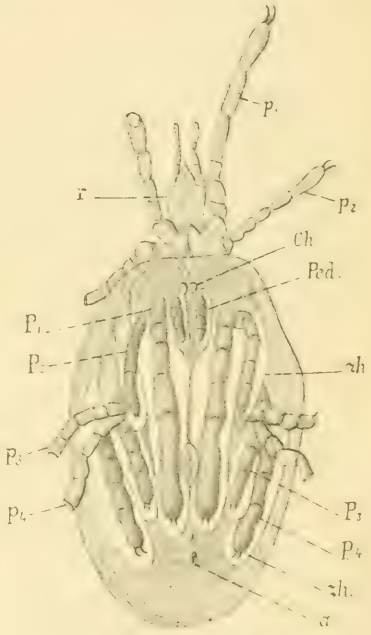


Fig. 398. Nymphe von Trombidium fuliginosum im Stadium der Ausbildung von Puppe und Imago (nach Henking).

a After, *Ch* Cheliceren der Imago, P_1—P_4 Beinpaare, *Ped* Pedipalpen der Imago, p_1—p_4 Beinpaare der Nymphe (zum Theil abgebrochen), *r* Rüssel (Cheliceren und Pedipalpen) der Nymphe, *zh* Zwischenhaut.

Die vorstehende Schilderung soll nur im Allgemeinen ein Bild vom Entwicklungsgang der Milben geben, kann aber durchaus nicht für eine erschöpfende Darstellung dieser Verhältnisse gelten, schon deshalb nicht, weil die Entwicklung bei den einzelnen Familien, Gattungen und Arten in diesem und jenem Punkt differirt. Bei der Fülle der vorliegenden (freilich nicht immer sehr verlässlichen) Angaben über die postembryonale Entwicklung und bei den vielfachen Verschiedenheiten, die sich hierbei in grösserem oder geringerem Umfang ergeben, würde eine solche erschöpfende Darstellung weit über den Rahmen unseres Lehrbuches hinausgehen. Es wird deshalb

für eine noch eingehendere Orientirung auf die angezogene Litteratur verwiesen, doch müssen einige Besonderheiten in der Entwicklung noch zur Sprache gebracht werden.

Die Bildung der Deutovum-Membran im Ei ist allem Anschein nach eine bei den Milben weit verbreitete Erscheinung, und doch scheint es unzweifelhaft, dass sie einigen Milben fehlt; so schlüpfen nach Claparède's Angabe, welcher auf diesen Punkt besonders achtete, die sechsbeinigen Larven von Tetranychus direct aus der Eischale hervor, ohne dass sie vorher von einer besonderen Chitinhülle umgeben waren. Aehnlich verhält es sich mit dem Auftreten der sechsbeinigen Larve. Obwohl diese den meisten Familien zukommt[1]), weichen einige Milben von dieser Regel ab. So finden sich bei den Phytopten vierfüssige, d. h. mit nur zwei Beinpaaren versehene Larven, und man ist geneigt gewesen, darin ein ursprüngliches Verhalten zu sehen. Da aber nach Nalepa (No. 100 und 101) auch die ausgebildeten Phytopten nur im Besitz von vier Beinen sind, so wird man dieses Verhalten der Larven ebenso wie dasjenige der Imagines als ein secundäres anzusehen haben. Das starke Ueberwiegen des Abdomens und die dadurch bedingte Längsstreckung des Körpers der Phytopten dürfte ebenfalls nicht als ein ursprüngliches Verhalten zu betrachten sein. Von Interesse ist in dieser Beziehung der Vergleich mit den Haarbalgmilben, deren Abdomen ebenfalls stark in die Länge gestreckt ist. Bei ihnen tritt die sechsbeinige Larve auf und macht, soweit die Angaben von Czokor (No. 78) dies erkennen lassen, einen Entwicklungsgang durch, welcher mit den oben geschilderten Verhältnissen im Wesentlichen übereinstimmt.

Aus dem Auftreten vierfüssiger Larven glaubte man im Hinblick auf die Umwandlung der sechsbeinigen Larve in die achtbeinige Nymphe schliessen zu können, dass möglicherweise die vierfüssige Form ursprünglicher und die sechsfüssige Larve auf sie zurückzuführen sei. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass ein solcher Schluss nicht berechtigt ist. Die Auffassung der sechsbeinigen Larve erscheint nun durch eine Beobachtung Winkler's an Gamasus in eigener Beleuchtung. Die betr. Milbe, Gamasus crassipes, besitzt sechsbeinige Larven. An den jüngeren Embryonen fand Winkler jedoch deutlich vier Beinpaare entwickelt (Fig. 399, *A* und *B*). Seine Darstellung ist so klar, dass ein Zweifel hier beinahe ausgeschlossen erscheint. Man muss annehmen, dass bei einer innerhalb des Eies verlaufenden Häutung (Bildung des Deutovums) ein Beinpaar zur Rückbildung gelangt. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos, wenn die Beine schon mit den charakteristischen Borsten bewaffnet sind, finden sich deren nur noch drei (Fig. 399, *C*). Dieses Verhalten, welches anzuzweifeln wir kaum berechtigt sind, wirft ein klares Licht auf die secundäre Entstehung der sechsbeinigen Larve.

Die von Winkler beobachteten Embryonen des Gamasus crassipes erscheinen in dem achtbeinigen Stadium auf weit niederer Stufe als auf dem sechsbeinigen Stadium (Fig. *A*—*C*). Wir nehmen daher an, dass bei dieser Form ein Verhalten ausgeschlossen ist, wie es z. B. Pteroptus vespertilionis zeigt. Diese Milbe hat einen abgekürzten Entwicklungsgang. Der Embryo gelangt mit acht Beinen versehen, also auf dem Stadium der Nymphe, zu freiem Leben. Es konnte aber gezeigt werden, dass der Embryo innerhalb des Eies und noch im Mutterthier das sechsbeinige Stadium durchläuft (Nitzsch).

---

[1]) Die sechsfüssige Larve wurde beobachtet bei den Tetranychiden, Hydrachniden, Halacariden, Oribatiden, Trombididen, Gamasiden, Ixodiden, Tyroglyphen, Dermaleichen, Sarcoptiden, Demodiciden u. a.

Als Nymphe verlässt auch Limnesia pardina das Ei (Neuman). Die Jungen der Phytopten sind beim Ausschlüpfen den Geschlechtsthieren schon sehr ähnlich. Wie diese besitzen sie nur zwei Paar Beine. Die Mundwerkzeuge sind völlig ausgebildet. Der Unterschied von den ausgebildeten Thieren besteht hauptsächlich in dem Mangel der äusseren Genitalien. Bei einer zweimaligen Häutung werden auch diese erworben. Die Milben können nun zur Fortpflanzung schreiten (Nalepa, No. 100). Noch mehr abgekürzt erscheint die Entwicklung bei Sphaerogyna ventricosa. Diese Milbe, deren Weibchen sich durch eine mächtige Anschwellung des Hinterleibes auszeichnen, ist ovo-vivipar. Aus den Eiern gehen nach der Ablage die geschlechtsreifen Männchen und Weibchen hervor, welche sich schon bald nach der Geburt begatten. (Laboulbène und Mégnin.)

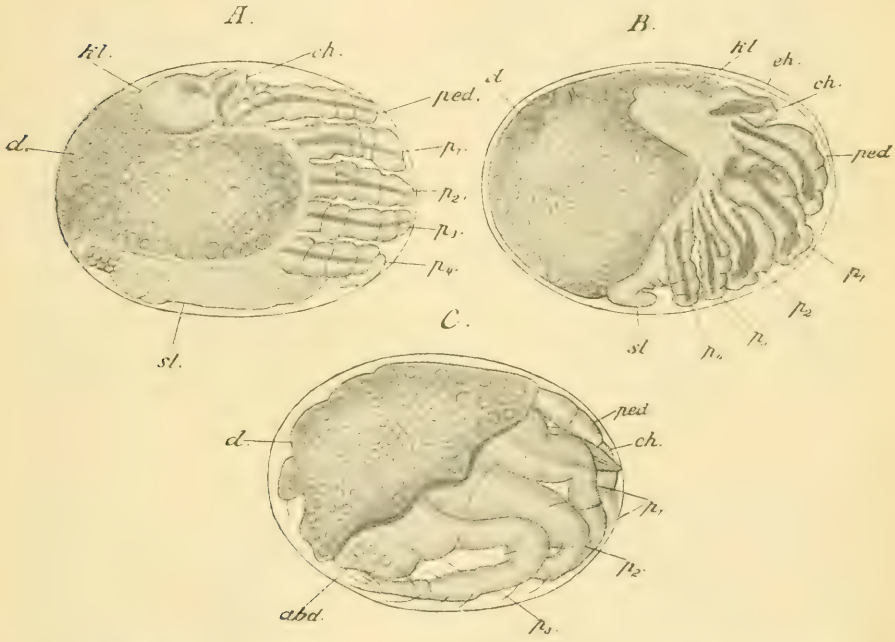


Fig. 399. *A–C* Embryonen von Gamasus crassipes nach Entfernung der äusseren Eihülle. Verschiedene Altersstadien (nach Winkler).

abd Abdomen, *ch* Cheliceren, *d* Dotter, *eh* die cuticulare Embryonalhaut, *kl* Kopflappen, *ped* Pedipalpen, p_1—p_4 Beinpaare, *sl* Schwanzlappen.

Eine Verlängerung des Entwicklungsganges kann dadurch eintreten, dass auf die aus der Larve hervorgegangene Nymphe noch ein zweites Nymphenstadium von ungefähr gleicher Gestaltung folgt, wie dies bei Halacarus spinifer der Fall ist (Lohmann, No. 92). Aehnliche Verhältnisse finden sich auch bei verschiedenen Gamasiden (Kramer, No. 90, Winkler, No. 106), und es müsste wohl in den einzelnen Fällen noch genauer festgestellt werden, ob eine dieser Nymphen nicht dem Puppenstadium anderer Milben entspricht. Es scheint übrigens, dass die Nymphen zur Fortpflanzung gelangen können, ehe sie noch die völlige Gestaltung des geschlechtsreifen Thieres erreicht haben (Canestrini). Dies wurde von den Gamasiden festgestellt. Berlese unterscheidet bei ihnen verschiedene Ent-

wicklungsreihen, solche, welche er als normale bezeichnet und bei welchen in der gewöhnlichen Weise die Larve, Nymphe und Imago auf einander folgen, und andere, anormale, bei welchen bereits niedere Stadien, d. h. Nymphen, sich auf parthenogenetischem Wege fortpflanzen. Solche Formen scheinen sich dann nicht mehr zu der vollkommenen Gestaltung des Geschlechtsthieres zu erheben. Bei ein und derselben Art sollen auf diese Weise mehrere zur Fortpflanzung befähigte Formen resultiren; so besitzt Gamasus tardus nicht weniger als fünf solcher verschieden gestalteten Formen, deren jede für eine besondere Art gehalten werden könnte (Berlese). Es liegen hier offenbar höchst complicirte Verhältnisse vor, die noch lange nicht genügend bekannt sind. Zweifellos wurden vielfach niedere Entwicklungszustände als besondere Arten aufgefasst, so ist das jetzt sicher von der bekannten Milbengattung Hypopus nachgewiesen (Mégnin No. 94 und 95, Michael No. 98 und 99). Die Angehörigen dieser vermeintlichen Gattung sind kleine Milben mit glattem, an der Rückseite convexem, an der Bauchseite abgeplattetem Chitinpanzer, welcher das ganze Thier überdeckt. Diese Milben von charakteristischem Aussehen finden sich häufig an Insectenlarven, Myriopoden etc. und wurden lange Zeit für ausgebildete Thiere gehalten. Durch das genauere Studium ihres Entwicklungsganges konnte aber festgestellt werden, dass sie nur niedere Entwicklungszustände von Tyroglyphus und verwandten Gattungen darstellen, welche infolge von bisher unbekannten Umständen eine von der gewöhnlichen Form der Nymphen abweichende Gestaltung angenommen haben. Diese Veränderungen sollen nur einzelne Individuen betreffen, und man hat sie auf ungünstige äussere Lebensbedingungen zurückführen wollen, welche die betr. Individuen zu einer derartigen Modification ihrer Organisation veranlassten (Mégnin). Von anderer Seite ist aber diese Erklärung von dem Zustandekommen der heteromorphen (Hypopus-) Formen zurückgewiesen worden (Michael).

Allgemeines.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Milben von den Arachnoiden abzutrennen und sie zu einer den grösseren Abtheilungen der Arthropoden (Arachnoiden, Myriopoden, Hexapoden) gleichwerthigen Gruppe zu erheben (Haller No. 83, A. C. Oudemans No. 11). Die Gründe, welche man als Stütze dieser Auffassung angeführt hat, scheinen uns für die Abtrennung der Milben zu ungenügend, als dass wir auf eine nähere Erörterung derselben eingehen möchten (vgl. oben pag. 626). Vielmehr scheint uns in der Organisation und Entwicklung der Milben eine genügende Uebereinstimmung mit den Arachnoiden vorhanden zu sein, um die Vereinigung mit diesen, wie sie bisher ziemlich allgemein angenommen wurde, zu rechtfertigen. Die Milben repräsentiren eine Gruppe der Arachnoiden, welche sich in sehr einseitiger Weise entwickelt hat und infolgedessen von den übrigen Arachnoiden in einzelnen Punkten der Organisation ziemlich stark differirt. Auch die Entwicklung ist davon beeinflusst worden und hat Eigenthümlichkeiten angenommen, welche den anderen Arachnoiden nicht zukommen, vor Allem die verschiedenen auf einander folgenden Larven- und Puppenstadien, sowie die mit nur sechs Beinpaaren versehene freie Larvenform. Diese letztere ist als eine secundäre zu betrachten. Der beste Beweis dafür würde in dem Auftreten eines vierten Beinpaares bei Embryonalstadien, welche der sechsfüssigen Larve vorausgehen, gegeben sein, falls sich die hierauf bezüglichen Angaben Winkler's (No. 106, vgl. pag. 632) bestätigen sollten.

VIII. Allgemeines über die Arachnoiden.

Für die Auffassung der Arachniden bildet den wichtigsten Punkt ihre Beziehung zu denjenigen Abtheilungen der Arthropoden, welche man mit ihnen zusammen als Tracheaten bezeichnet hat, d. h. den Myriopoden und Insecten. Die Myriopoden kommen dabei infolge ihrer zumeist langgestreckten Körpergestalt und der geringen Differenzirung der einzelnen Körperparthien weniger in Betracht, um so mehr aber die Hexapoden, welche durch die stark hervortretende Dreitheilung des Körpers zu einem Vergleich mit der Gliederung des Arachnidenkörpers herausfordern. Bei einer solchen Vergleichung tritt aber sofort eine ansehnliche Schwierigkeit in der differenten Zahl der Segmente und besonders der Gliedmaassenpaare hervor. Von geringerer Bedeutung ist die bei den Arachniden vielfach eintretende Verschmelzung der Segmente, da sie auch bei den Insecten in grösserem oder geringerem Maassstabe auftreten kann, nur ist die Verschmelzung von Kopf und Brust zum Cephalothorax als ein wichtiger Charakter der Arachniden hervorzuheben.

Die Insecten tragen bekanntlich am Kopf ein Paar Antennen, Mandibeln und zwei Paar Maxillen, welche man ihrer gleichartigen Bildungsweise wegen als Gliedmaassen ansprechen darf. Am Thorax besitzen sie drei Extremitätenpaare. Den Arachniden kommen nur zwei Gliedmaassenpaare am Kopf zu (die Cheliceren und Pedipalpen), dagegen weisen sie vier Beinpaare am Thorax auf. Der Versuche, dieses Missverhältniss in Einklang zu bringen, sind zu viele, als dass wir sie des näheren hier betrachten könnten. Als herrschende Ansicht ist die zu bezeichnen, welche ein Homologon der Insectenfühler bei den Arachniden vermisst, die Cheliceren den Mandibeln, die Pedipalpen den ersten Maxillen der Insecten vergleicht und die vier Gangbeinpaare mit den zweiten Maxillen und den darauf folgenden Beinpaaren homologisirt; doch hat es auch nicht an Stimmen gefehlt, welche die Cheliceren für entsprechend den Antennen hielten und sie als solche bezeichneten. Wir möchten keinen dieser beiden Wege betreten, sondern vergleichen aus noch zu erörternden Gründen die Cheliceren der II. Antenne der Crustaceen, deren Homologon bei den Insecten fehlt. Die I. Antenne der Crustaceen, welche der Antenne der Insecten entspricht, ist bei den Arachniden nicht vorhanden. Die Pedipalpen sind somit den Mandibeln der Insecten (und Crustaceen) homolog, die vier Gangbeinpaare eventuell den zwei Maxillenpaaren und den Beinen der Insecten, doch ergiebt sich hierbei ein Minus von einem Paar Thoracalextremitäten bei den Arachniden. Dies erscheint uns aber deshalb nicht wichtig, weil wir überhaupt auf diese Vergleichung der Arachniden mit den Insecten keinen grossen Werth legen und die Beziehungen derselben nicht im Bereich der „Tracheaten", sondern vielmehr bei den durch Kiemen athmenden Formen, nämlich bei den Xiphosuren suchen, wie dies auch Ray Lankester und andere Forscher gethan haben. Wir sind also geneigt, uns denjenigen Forschern anzuschliessen, welche die Arachniden und die übrigen luftathmenden Arthropoden als zwei gesonderte Reihen betrachten und somit auch eine getrennte Entstehung der Tracheen bei diesen beiden Abtheilungen annehmen. Der zwingende Grund für diese Auffassung scheint uns in der Uebereinstimmung der Organisation der Arachniden und Xiphosuren zu liegen.

Auf die Uebereinstimmung im äusseren Bau der Scorpione und des Limulus haben wir bereits früher (pag. 531) hingewiesen. Dies betraf besonders die Zahl der Segmente und Gliedmaassen. Wir finden bei Limulus wie bei den Arachniden sechs Paare von Extremitäten am Cephalothorax, so dass eine Homologisirung derselben sehr nahe liegt. Wir verglichen das erste Paar, die Cheliceren, der II. Antenne der Crustaceen und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil die postoral entstehenden Ganglien derselben dem oberen Schlundganglion angefügt werden, wie dies mit den Ganglien der II. Antenne bei den Crustaceen ebenfalls geschieht (vgl. pag. 364), ein Vorgang, der übrigens dadurch grössere Bedeutung gewinnt, dass er sich mit den Kieferganglien des Peripatus wiederholt (pag. 703). Bei den Insecten findet ein ähnlicher Vorgang nicht statt, und wir schliessen daraus, dass bei ihnen die betr. Extremität nicht vorhanden ist.

Hierbei darf nicht verschwiegen werden, dass für die Phalangiden und die Milben eine Innervirung der Cheliceren von der Thoracalganglienmasse aus angegeben worden ist (Leydig No. 40, *b* und Winkler No. 106). Eine endgiltige Aufklärung dieses Punktes muss als sehr erwünscht bezeichnet werden.

Für die Spinnen ist verschiedentlich das Vorhandensein eines weiteren Extremitätenpaares als der beiden erwähnten am Kopf beschrieben worden. Es sollen nämlich vor den Anlagen der Cheliceren zwei Höcker auftreten, welche später wieder schwinden (Croneberg, Jaworowski). Man nahm an, dass dieses vermeintliche Extremitätenpaar sich mit dem Rostrum vereinige (Croneberg, Lendl[1]), dessen paarige Anlage auch von anderen Forschern gesehen wurde (Schimkewitsch). Ueberhaupt war man geneigt, in dem Rostrum das Rudiment eines, vielleicht sogar mehrerer Extremitätenpaare zu suchen, und glaubte dies auch noch bei den ausgebildeten Thieren (Scorpionen, Solpugiden, Milben) nachweisen zu können (Croneberg). Dazu muss bemerkt werden, dass nach Schimkewitsch auch die sog. Unterlippe aus einer ähnlichen paarigen Anlage hervorgehen soll und bei ihr an ein Extremitätenpaar wohl kaum gedacht werden kann.

Wenn jenes rudimentäre Extremitätenpaar des Kopfes wirklich vorhanden ist, so hat man dasselbe, wie dies auch zumeist geschah (Croneberg, Jaworowski)[1], als die fehlenden Antennen anzusehen, und zwar würde es den ersten Antennen der Crustaceen homolog sein. Für unsere Ausführungen würde dies keine wesentliche Aenderung bedeuten. Die ersten Antennen, welche den Vorfahren zukamen, werden bei den Spinnen noch als Rudiment angelegt, die Cheliceren aber entsprechen den zweiten Antennen.

Die Pedipalpen verglichen wir mit den Mandibeln der Insecten. Sie setzen sich aus einer Kaulade und einem mehrgliedrigen Taster zusammen. In der embryonalen Anlage sollen aber beide Theile aus einer Anzahl von Gliedern bestehen, was dieser Extremität einen sehr ursprünglichen Charakter und eine gewisse Uebereinstimmung mit den zweiästigen

[1]) Nach Lendl's Auffassung sollen die rudimentären Extremitäten zwischen Cheliceren und Pedipalpen liegen und den Mandibeln der Insecten entsprechen, während die Cheliceren durch ihre Stellung und Art der Bewegung sich als echte Antennen documentiren. Durch die vorrückenden Pedipalpen würden die vermeintlichen Mandibeln gegen die Anlage der Oberlippe gedrängt, um mit ihr zu verwachsen.

Extremitäten der Crustaceen verleihen würde (Jaworowski). Andeutungen einer solchen Zweiästigkeit sollen nach Jaworowski übrigens auch bei den anderen Gliedmaassenanlagen vorhanden sein.

Gleichviel übrigens, welches Extremitätenpaar der Arachniden man mit den Insectenmandibeln vergleicht (die Cheliceren oder Pedipalpen), so wird doch die Mehrgliedrigkeit dieser Arachnidenextremitäten einen bedeutungsvollen Gegensatz zu den stets eingliedrigen Mandibeln der Insecten bilden. Ein ursprüngliches Verhalten ist auch damit gegeben, dass die dritten und vierten Extremitäten (bei den Scorpionen und Phalangiden) ebenfalls Kauladen tragen und also zum Theil noch als Mundwerkzeuge verwendet werden, wie dies bei den um den Mund gestellten Thoracalextremitäten von Limulus der Fall ist. Als ursprüngliches Verhalten könnte wohl auch der Besitz von Scheeren an den vorderen Gliedmaassen angesehen werden, da auch Limulus solche besitzt. Doch möchten wir darauf kein allzugrosses Gewicht legen, da ähnliche Bildungen unabhängig von einander entstehen können.

Im Bezug auf den Cephalothorax und seine Anhänge zeigen die einzelnen Abtheilungen der Arachniden weit grössere Uebereinstimmung, als dies mit dem folgenden Körperabschnitt, dem Abdomen, der Fall ist, abgesehen von den reducirten Verhältnissen, welche auch hierin die Milben aufweisen können. Doch muss dabei noch eines höchst auffallenden Verhaltens, nämlich desjenigen der Solpugiden gedacht werden, bei denen das Segment der ersten Gangbeine zum Cephalothorax hinzutritt, wodurch der Körper (infolge der drei am Thorax zurückbleibenden Beinpaare) ein gewissermaassen insectenähnliches Aussehen gewinnt. Dazu kommt, dass das wohlgegliederte Abdomen die gleiche Segmentzahl wie dasjenige der Insecten besitzt und dass bei diesen Formen ein Stigmenpaar am Thorax (2. Segment) auftritt. Alles dies hat dazu geführt, die durch Tracheen athmenden Solpugiden in Beziehung zu den Insecten zu bringen, doch haben wir bereits früher (pag. 567) ausgeführt, dass wir die genannten Charaktere der Solpugen nicht für ursprüngliche und diese Thiere selbst nicht etwa als Mittelformen zwischen Arachniden und Insecten ansehen können. Für die Auffassung der Solpugen wichtig ist hierbei, dass auch bei ihnen die Cheliceren vom Gehirn aus innervirt werden (Weissenborn No. 16), wodurch sie sich als Homologa der Cheliceren der übrigen Arachniden zu erkennen geben. Mit den Antennen der Insecten wird man sie kaum vergleichen wollen, um die Art der Innervirung erklärlich zu machen; dagegen spricht ihre ganze Ausbildung. Als das bei einem Vergleich mit den Insecten noch fehlende Paar der Kopfgliedmaassen wird man vielmehr auch hier die Antennen ansehen.

Das Abdomen der Arachniden ist zumeist dadurch charakterisirt, dass es eine starke Rückbildung seiner Segmentirung erfährt; bei einigen Abtheilungen jedoch bleibt die Gliederung deutlich erhalten. Bei den Scorpionen sondert sich der Hinterleib in ein Prä- und Postabdomen, wobei er stark in die Länge gestreckt erscheint. Man könnte sogar zweifelhaft sein, ob man es hier nicht mit einer secundären Verlängerung zu thun hat, wenn nicht auch andere Arachniden während des Embryonallebens ungefähr die gleiche Zahl von Segmenten, sowie eine Unterscheidung in eine Art von Prä- und Postabdomen erkennen liessen (Araneinen, pag. 581 und 587). Zudem finden wir bei fossilen Xiphosuren (Hemiaspis, Belinurus), sowie den Gigantostraken eine grössere Anzahl von Abdominalsegmenten, und durch ihr Verhalten wird es höchst

wahrscheinlich gemacht, dass das hintere Körperende des Limulus durch die Verschmelzung einer Anzahl postabdominaler Segmente entstand und dem Postabdomen der Scorpione homolog ist (pag. 532). So zeigen also die Scorpione in der Erhaltung ihres wohlgegliederten Abdomens, und der Segmentirung überhaupt, einen sehr ursprünglichen Charakter. Es ist die Vermuthung geäussert worden, dass die Bewahrung des langgestreckten und leichtbeweglichen Abdomens mit der an seinem Ende angebrachten Waffe, dem Giftstachel, in Verbindung stehe, weil auf diese Weise eine leichte Verwendung desselben gestattet sei (Weissenborn).

Im Uebrigen macht sich eine starke Concentration der Organe bei den Arachniden bemerkbar, und es ist auffallend, je weiter sich dieselben von denjenigen Formen entfernen, die wir wohl mit Recht als die ursprünglichen ansehen, desto stärker wird die Reduction, die bei den Milben ihren höchsten Grad erreicht. So erscheinen die abgeleiteten Formen der Arachniden verhältnissmässig einfacher organisirt als die ursprünglichen, zumal bei ihnen einzelne Organsysteme (Circulations-, Respirationssystem) ganz oder theilweise zur Rückbildung gelangen können.

Von ganz besonderer Wichtigkeit für die Auffassung der Arachniden sind die abdominalen Extremitätenanlagen. Ihre Zahl ist beim Scorpion sechs, ebensoviel wie die Anzahl der Abdominalextremitäten bei Limulus. Wir konnten es ziemlich wahrscheinlich machen, dass auch bei den Spinnen ursprünglich die gleiche Anzahl abdominaler Gliedmaassen vorhanden war (pag. 581). Wie die Insecten leiten sich also die Arachniden von Formen her, die mit einer grösseren Anzahl von Gliedmaassen versehen waren. Das erste Paar tritt wie bei Limulus in Beziehung zur Ausmündung des Genitalapparates, die folgenden Paare aber lassen an ihrer Rückseite als Einstülpung die Lungen entstehen. Die Lungen der Arachniden konnten demnach mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit auf die Kiemen der Xiphosuren bezogen werden (vgl. pag. 532 und 605). Das bedeutet eine verschiedenartige Entstehung der Tracheen bei den Arachniden und den übrigen „Tracheaten“ (Peripatus, Myriopoden, Insecten), denn dass die Tracheen der Arachniden mit deren Lungen im engsten Zusammenhang stehen, kann keinem Zweifel unterliegen. Obwohl die Tracheen der Insecten und einiger Arachniden, z. B. der Solpugiden, Phalangiden und einiger Pseudoscorpione und Milben sehr übereinstimmend gebaut erscheinen, so müssen sie doch im einen Falle von Lungen bezw. Kiemen, im andern Falle von einfachen Hauteinsenkungen hergeleitet werden. Die spätere Uebereinstimmung im Bau ist nur als eine Convergenzerscheinung aufzufassen.

Entsprechend der hier vertretenen Entstehung der Respirationsorgane werden die Stigmen der Arachniden nur am Abdomen gefunden, doch macht das erste Stigmenpaar der Solpugiden hiervon eine Ausnahme, indem es am zweiten Thoraxsegment liegt. Man kann diese Erscheinung vorläufig nicht anders als eine secundäre Erwerbung betrachten und damit zu erklären suchen, dass auch bei den Milben Stigmen am Cephalothorax auftreten und zwar an verschiedenen Stellen desselben, oft sehr weit nach vorn in der Gegend der Cheliceren. Aehnliche Verlagerungen der Stigmen werden bekanntlich auch bei Scolopendrella gefunden, bei welcher Form sie in ganz ungewöhnlicher Weise ebenfalls am Kopf auftreten.

In der übrigen Organisation der Arachniden giebt es noch verschiedene Punkte, worin sie sich von den Insecten entfernen und sich vielmehr den Xiphosuren, vielleicht sogar den Crustaceen nähern.

Von den Augen versuchten wir zu zeigen, dass sie nicht mit denjenigen der Insecten und Myriopoden zusammenzuwerfen sind, sondern einen von diesen gesonderten Entwicklungsgang genommen haben (pag. 597). Wohl aber liessen sie sich mit den Mittel- und Seitenaugen des Limulus homologisiren. Bei den Arachnidenaugen spielt die Entstehung durch Inversion eine wichtige Rolle. Neuerdings wird eine solche Entwicklung durch Inversion von Claus auch für die Medianaugen der Crustaceen beschrieben (No. 57), und es scheint nicht ausgeschlossen, dass zwischen diesen Vorgängen später noch engere Beziehungen aufgefunden werden können.

Eine weitere Uebereinstimmung zwischen den Arachniden und Xiphosuren ergiebt sich durch das Vorhandensein des besonders bei den Scorpionen und bei Limulus sehr ähnlich gestalteten Innenskelets. Ein Punkt, der uns aber besonders charakteristisch scheint und der auch für die scheinbar abweichenden Solpugiden volle Giltigkeit hat, ist das Vorhandensein einer umfangreichen Leber, wie sie bei den Insecten nicht, wohl aber bei Limulus und den Crustaceen gefunden wird. Der Mitteldarm bietet in seinen Anhängen noch wichtigeres, vorausgesetzt, dass die Entwicklungsgeschichte hierin wahrheitsgetreu berichtet, nämlich die Entstehung der sog. Malpighi'schen Gefässe aus dem Entoderm. Wenn dieser Punkt sich so verhält, würde er einen wichtigen Scheidungsgrund zwischen Arachniden und Insecten bilden. Schlauchförmige Anhänge am Hinterende des Mitteldarmes kommen bei den Crustaceen vor; die Malpighi'schen Gefässe der Myriopoden und Insecten sind jedoch ectodermalen Ursprungs.

Ein weiteres Vergleichsmoment zwischen Limulus und den Arachniden bietet das Vorhandensein eines bei den Scorpionen oberhalb der Ganglienkette verlaufenden Gefässes, welches eine Fortsetzung des Schlundgefässringes nach hinten ist (Supraneuralgefäss, Supraspinalarterie) und in ganz ähnlicher Ausbildung bei Limulus gefunden wird. Aehnliches scheint allerdings auch bei den Crustaceen vorzukommen, und (was dieses Vergleichsmoment als von geringerer Wichtigkeit erscheinen lässt) ein Supraneuralgefäss wird auch bei den Myriopoden gefunden, so dass dieses Merkmal vielleicht von einer gemeinsamen Ahnenform ererbt sein könnte. Eine, wenn auch ebenfalls weniger bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Geschlechtsdrüsen des Limulus bieten die entsprechend netzförmig gestalteten Schläuche der Genitaldrüsen bei den Scorpionen.

Die aus dem Mesoderm hervorgehenden Coxaldrüsen der Arachniden können nach unserer jetzigen Kenntniss mit ziemlicher Sicherheit als Nephridien in Anspruch genommen werden und sind den ganz entsprechend gelagerten Organen des Limulus gleich zu setzen. Mit den Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen lassen sich die Coxaldrüsen nicht völlig homologisiren, weil diese eine etwas andere Lage einnehmen, d. h. anderen Segmenten zugehören. Die bei den Ahnenformen in jedem Segment vorhandenen Nephriden werden sich eben bei ihren Nachkommen in verschiedenen Segmenten erhalten haben, was wesentlich von der Art und Weise der weiteren Ausbildung der betr. Formen abhing. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass der Besitz dieser (zumal in der Jugendzeit stark ausgebildeten) Coxaldrüsen ein weiteres Unterscheidungsmerkmal der Arachniden von den Insecten bildet, denn bei den letzteren sind Drüsen von so charakteristischer Ausbildung und

Lagerung, welche den Nephridien der Ahnenformen zu vergleichen wären, nicht vorhanden.

Die zuletzt besprochenen Gebilde entstammen dem Mesoderm. Auf das Verhalten des letzteren während der Embryonalentwicklung möchten wir ganz besonders Gewicht legen. Während bei den Insecten die Ursegmente schon frühzeitig einer Umwandlung anheimfallen, sehen wir dieselben bei den Arachniden gegen den Rücken vorwachsen und erst zu einer Zeit der Auflösung entgegengehen, wenn am Rücken von ihnen das Herz gebildet wurde. Das Cölom, welches bei den Insecten schon sehr früh schwindet, erhält sich also bei den Arachniden längere Zeit. Dieses an und für sich ursprüngliche Verhalten bedingt auch eine grössere Einfachheit in der Anlage des Herzens; wahrscheinlich auch in derjenigen der Coxaldrüsen (Nephridien) und vielleicht auch der Genitalorgane. Die auf diese Weise zu Stande kommenden Verhältnisse erinnern noch mehr an diejenigen der Anneliden als an die der übrigen Arthropoden.

Ob auf die Uebereinstimmungen, welche sich in der Furchung, Keimblätterbildung und der ersten Anlage der Organe mit den bei den Crustaceen beschriebenen Vorgängen geltend machen, grösseres Gewicht zu legen ist, oder ob sie durch eine gewisse Gleichartigkeit dieser Vorgänge bei den Arthropoden überhaupt zu erklären sind, scheint zweifelhaft. Es wurde darauf bereits in den einzelnen Fällen hingewiesen. Ebenso zweifelhaft muss es bleiben, ob den jüngsten Stadien des Keimstreifens der Scorpione, welche man mit gewissen Entwicklungsstadien der Trilobiten verglichen hat (pag. 541), in dieser Beziehung ein bestimmter Werth zugeschrieben werden darf. Dass zwischen den Arachniden und Limulus sehr enge Beziehungen herrschen, ergiebt sich aus all' dem Vorstehenden beinahe unzweifelhaft, und somit könnten auch Anklänge an jene Formen noch vorhanden sein. Auffällig ist dabei, dass die Scorpione schon so alt und von ihrer jetzigen Gestaltung nicht sehr verschieden bereits im Silur vorhanden sind (Palaeophonus nuntius, No. 15).

Um es zum Schluss nochmals hervorzuheben, wir vermögen in der scheinbaren Uebereinstimmung der Arachniden mit den übrigen Tracheaten nichts Anderes zu sehen, als eine durch die Arthropodennatur bedingte und durch die ähnliche Lebensweise hervorgerufene gleichartige Ausbildung. Eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen Abtheilungen des Arthropodenstammes vermögen wir nicht anzunehmen. Wir glauben vielmehr, dass die Arachniden zusammen mit den Paläostraken aus den niederen Ahnenformen hervorgingen und sich sodann von ihnen abzweigten, während die übrigen Tracheaten einem anderen Stamme angehören, der allerdings mit jenem an der Wurzel zusammenhängt.

Die Arachniden unter sich stellen nach unserer Auffassung eine sehr einheitliche Gruppe dar. Die ursprünglichsten Formen sind die mit deutlicher Segmentirung des Körpers, also die Scorpione und Pedipalpen. Bei den Phalangiden und Pseudoscorpionen macht sich bereits eine Reduction geltend, welche bei den Araneinen noch weiter geht und ihren Höhepunkt bei den Acarinen erreicht, welche entsprechend dieser weitgehenden Anpassung auch wesentliche Veränderungen ihrer Entwicklung zeigen. Solche Modificationen der Entwicklung treten wahrscheinlich infolge ähnlicher Ursachen auch bei den Pseudoscorpionen ein.

Litteratur.

Arachnoiden im Allgemeinen.

1. **Croneberg, A.** *Ueber die Mundtheile der Arachniden. Arch. f. Naturgesch. 46. J. 1880.*
2. **Eisig, H.** *Die Capitelliden des Golfs von Neapel. Monographie der Fauna und Flora von Neapel. Berlin 1887. (Ausführungen üb. die Coxal- u. Spinndrüsen d. Arachnoiden)*
3. **Fernald, H. T.** *The Relationships of Arthropods. Studies from the Biol. Laboratory of the Johns Hopkins University. Baltimore. Vol. IV. 1890.*

4a. **Grenacher, H.** *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen. 1879.*

4b. **Haase, E.** *Beiträge zur Kenntniss der fossilen Arachniden. Zeitschr. der Deutsch. Geologisch. Gesellsch. Jahrg. 1890.*

5. **Jaworowski, A.** *Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachnoiden und Insecten. Zool. Anz. 14. Bd. 1891.*
6. **Lankester, E. Ray.** *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 21. 1881.*
7. **Lankester, E. Ray.** *On the sceleto-trophic tissues and the coxal-glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 24. 1884.*
8. **Leuckart, R.** *Ueber den Bau und die Bedeutung der sog. Lungen bei den Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1. Bd. 1849.*
9. **Loman, J. C. C.** *Altes und Neues über das Nephridium (die Coxaldrüse) der Arachniden. Bijdragen tot de Dierkunde. Aflev. 14. Amsterdam 1887.*
10. **Mac Leod, J.** *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Archives de Biologie. T. 5. 1884.*
11. **Oudemans, A. C.** *Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Classification der sog. Arthropoden. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. 2. Ser. Deel I. 1885—87.*

12a. **Saint-Remy, G.** *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. Zool. exp. et gén. 2e sér. T. 5. Suppl. 1887—90.*

12b. **Schimkewitsch, W.** *Les Arachnoides et leurs affinités. Arch. Slaves Biologie T. I, Paris 1886.*

13. **Scudder, S. H.** *Bearbeitung der Arachniden in Zittel's Handbuch der Palaeontologie. München u. Leipzig. 1885.*
14. **Sturany, R.** *Die Coxaldrüsen der Arachnoiden. Arb. Zoolog. Institut Univ. Wien. T. IX. 2. Heft. 1891.*
15. **Thorell, T. u. Lindström, G.** *On a Silurian Scorpion from Gotland. K. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar. 21. Bd. 1885. Ann. Mag. Nat. History. Ser. 5. Vol. XV. 1885.*
16. **Weissenborn, B.** *Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jen. Zeitschr. 20. Bd. 1885.*

I. Scorpione.

17. **Blochmann, F.** *Ueber directe Kerntheilung in der Embryonalhülle der Scorpione. Morphol. Jahrb. 10. Bd. 1885.*
18. **Ganin, M. S.** *Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Beilage zu den Protokollen der Universität Charkow. 1867. (Diese russische geschriebene Arbeit ohne Abbildungen war uns nicht zugänglich.)*
19. **Kowalevsky, A. u. Schulgin, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions (Androctonus ornatus). Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886—87.*
20. **Lankester, E. Ray and Bourne, A. G.** *The minute structure of the lateral and central eyes of Scorpio and Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 23. 1883.*
21. **Lankester, E. Ray.** *On the coxal glands of Scorpio etc. and the brick-red glands of Limulus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 34. 1882—83. pag. 95.*
22. **Lankester, E. Ray.** *New Hypothesis as to the relationship of the lung-book of Scorpio to the gill-book of Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*
23. **Laurie, M.** *The Embryology of a Scorpion (Euscorpius italicus). Quart. Journal Micr. Sc. Vol. 31. London 1890.*
24. **Metschnikoff, E.** *Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 21. Bd. 1871.*
25. **Müller, Joh.** *Beiträge zur Anatomie des Scorpions. Meckels Arch. f. Anat. u. Phys. 1828.*

26. **Parker, G. H.** *The eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. 13. Cambridge 1887.*
27. **Patten, W.** *On the Origin of Vertebrates from Arachnids. Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 31. London 1890.*
28. **Rathke, H.** *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien. Riga u. Leipzig 1837.*

II. Pedipalpen.

29. **Bruce, A. T.** *Observations on the Nervous System of Insects and Spiders and some Preliminary observations on Phrynus. Johns Hopkins University Circulars. Baltimore. Vol. VI. 1886—87. No. 54. pag. 47.*
30. **Grassi, B.** *Intorno ad un nuovo Aracnide Artrogastro etc. I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria V. Bull. Società Entomol. Ital. Anno XVIII. Firenze 1886.*
31. **Tarnani, J.** *Die Genitalorgane der Telyphonus. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889—90.*

III. Pseudoscorpione.

32. **Barrois, J.** *Sur le développement des Chelifers. Compt. rend. hebd. Acad. français T. 99. 1884. pag. 1082.*
33. **Croneberg, A.** *Beitrag zur Kenntniss des Baues der Pseudoscorpione. Bull. Soc. imp. Nat. de Moscou. T. 2. 1888.*
34. **Metschnikoff, E.** *Entwicklungsgeschichte des Chelifer. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 21. 1871.*
35. **Stecker, A.** *The development of the ova of Chthonius in the body of the mother, and the formation of the blastoderm. Ann. Mag. Nat. Hist. 4. ser. Vol. 18. 1876. pag. 197. (Uebersetzung aus den Sitz. Ber. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag 1876.)*

IV. Phalangiden.

36. **Balbiani, M.** *Mémoire sur le développement des Phalangides. Ann. Sc. nat. 5e sér. Zool. T. 16. 1872.*
37. **Faussek, V.** *Ueber die embryonale Entwicklung der Geschlechtsorgane bei der Afterspinne (Phalangium). Biol. Centralband. 8. Bd. 1888—89.*
38. **Faussek, V.** *Zur Embryologie von Phalangium. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
39. **Faussek, V.** *Ueber einige Entwicklungsstadien der Phalangiden. Arb. d. Russisch. Naturf. Gesellsch. St. Petersburg. Sect. Zool. T. 20. pag. 46—53. (Diese wahrscheinlich russisch geschriebene Arbeit konnten wir nicht erhalten.)*
40a. **Henking, A.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*
40b. **Leydig, F.** *Ueber das Nervensystem der Afterspinnen (Phalangium). Arch. f. Anat. u. Phys. 1862.*
41. **Mac Leod, J.** *Sur l'existence d'une glande coxale chez les Phalangides. Bull. Acad. Roy. Sc. Belgique. 3e sér. T. 8. 1884.*

V. Solpugiden.

42. **Birula, A.** *Einiges über den Mitteldarm der Galeodiden. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891—92.*
43. **Croneberg, A.** *Ueber ein Entwicklungsstadium von Galeodes. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.*
44. **Mac Leod, J.** *Sur la présence d'une glande coxale chez les Galéodes. Bull. de l'Academie Roy. des Sc. Belgique. 3e sér. T. 8. 1884.*
45. **Lankester, E. Ray.** *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 21. 1881. pag. 644.*

VI. Araneinen.

46. **Balbiani, M.** *Mémoire sur le développement des Aranéides. Ann. Sc. Nat. Zool. 5. Sér. Vol. 18. 1873.*
47. **Balfour, F. M.** *Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. micr. sc. Vol. 20. 1880.*

48. **Barrois, J.** *Recherches sur le développement des Araignées. Journ. Anat. Physiol. norm. et path. de l'homme etc. Paris 1877.*

49. **Bertkau, Ph.** *Ueber die Respirationsorgane der Araneen. Arch. f. Naturg. 38. Jahrgang. 1872.*

50. **Bertkau, Ph.** *Ueber den Bau der Augen etc. bei den Spinnen. Verhandl. Naturhist. Ver. Rheinlande und Westfalen. 42. Jahrgang. 1885. pag. 218.*

51. **Bertkau, Ph.** *Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. 24. Bd. 1885.*

52. **Bertkau, Ph.** *Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen. Arch. f. mikr. Anat. 27. Bd. 1886.*

53. **Bruce, A. T.** *Observations on the Embryology of Spiders. American Naturalist. Vol. 20. 1886.*

54. **Bruce, A. T.** *Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. Baltimore 1887.*

55. **Carrière, J. von.** *Kritische Besprechung der neueren Arbeiten über Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüssigen Crustaceen und Arachnoiden. Biol. Centralblatt. 9. Bd. 1889—90.*

56. **Claparède, E.** *Recherches sur l'évolution des Araignées. Naturkundige Verhandl. Provinciaal Utrechtsch Genootshap Kunst. Wiss. Deel I. Stuk 1. Utrecht 1862.*

57. **Claus, C.** *Ueber den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen. Anz. d. Akad. Wiss. zu Wien No. XII. Mai 1891.*

58. **Emerton, H.** *Observations on the development of Pholcus. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. 14. 1870—71.*

59. **Herold, M.** *Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der wirbellosen Thiere im Eie. I. Theil. Von der Erzeugung der Spinnen. Marburg 1824.*

60. **Kennel, J. von.** *Die Ableitung der sog. einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der Stemmata der Insectenlarven, Spinnen, Scorpioniden etc. von den Augen der Anneliden. Sitz. Ber. Naturf. Gesellsch. Dorpat. 8. Bd. 3. Heft. 1888.*

61. **Kingsley, J. S.** *The Embryology of Spiders. Kritisches Referat über die Arbeit von Schimkewitsch (No. 72). American Naturalist. Vol. 21. 1887.*

62. **Kishinouye, K.** *On the development of Araneina. Journ. of the College of Science. Imp. University. Japan, Tokio. Vol. IV. Part. I. 1891. (Diese Arbeit wurde uns erst nach Fertigstellung des Textes und der Figuren während des Druckes zugänglich, doch konnten die Hauptresultate noch berücksichtigt werden.)*

63. **Lendl, A.** *Ueber die morphologische Bedeutung der Gliedmaassen bei den Spinnen. Mathem. naturw. Berichte aus Ungarn. Budapest u. Berlin. 4. Bd. 1886.*

64. **Locy, W. A.** *Observations on the development of Agelena naevia. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. 12. 1886.*

65. **Loman, J. C.** *Ueber die morpholog. Bedeutung der sog. Malpighi'schen Gefässe der echten Spinnen. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. 2. Ser. Deel 1. 1885—87.*

66. **Ludwig, H.** *Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*

67. **Mark, E. L.** *Simple eyes in Arthropods. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 13. 1887.*

68. **Morin, J.** *Zur Entwicklungsgesch. der Spinnen. Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886—87.*

69. **Morin, J.** *Studien über die Entwicklung der Spinnen. Abhandl. (Sapiski) der Neuruss. Gesellsch. Naturf. Odessa. Bd. 13. 1888. (Russisch.)*

70. **Sabatier, A.** *Formation du blastoderme chez les Aranéides. Comptes rendus. T. 92. 1881 (auch in Ann. Mag. Nat. Hist. 5e sér. Vol. 7, 1881).*

71. **Salensky, W.** *Entwicklungsgeschichte der Araneen. Abhandl. (Sapiski) d. Gesellsch. Naturf. Kiew. Bd. 2. Heft 1. 1871. (Russisch. Ref. in Hofmann-Schwalbe's Jahresber. Anat. Phys. 2. Bd. 1875. pag. 323.)*

72. **Schimkewitsch, W.** *Étude sur le développement des Araignées. Archives Biologic. T. 6. 1887.*

73. **Watase, S.** *On the Morphology of Compound Eyes of Arthropods. Studies from the Biological Laborat. of the Johns Hopkins University. Baltimore. Vol. IV. 1890.*

VII. Acarinen.

Die Litteratur der Milbenentwicklung ist eine so umfangreiche, dass wir hier nur eine beschränkte Auswahl treffen können. Ausführlichere Litteraturangaben finden sich in den Arbeiten von Fürstenberg (No. 80), Henking (No. 85) und Lohmann (No. 92).

74. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'histoire naturelle et le développement de l'Atax ypsilophora. Mém. Acad. Roy. Belgique. T. 24. 1850.*
75. **Berlese, M. A.** *Polymorphisme et Parthénogénèse de quelques Acariens (Gamasides). Archives Italiennes de Biologie. T. 2. Turin 1882.*
76. **Canestrini, G.** *Osservazioni intorno al genere Gamasus. Atti del Real. Instituto Veneto d. Sc., Lett. etc. 5 ser. vol. 7. 1880—81.*
77. **Claparède, E.** *Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. Bd. 1868.*
78. **Czokor, J.** *Ueber Haarsackmilben und eine neue Varietät derselben bei Schweinen. Verh. k. k. zool. bot. Gesellsch. Wien. 29. Bd. 1880.*
79. **Frauenfeld, G. von.** *Zool. Miscellen. Rhyncholophus oedipodarum. Verh. k. k. zool. bot. Gesellsch. Wien. 18. Bd. 1868.*
80. **Fürstenberg, M. H. F.** *Die Krätzmilben des Menschen u. d. Thiere. Leipzig 1861.*
81. **Gudden, R.** *Beiträge zu den durch Parasiten bedingten Hautkrankheiten. Arch. f. physiol. Heilkunde. Stuttgart 1855.*
82. **Haller, G.** *Zur Kenntniss der Tyroglyphen und Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 34. Bd. 1880.*
83. **Haller, G.** *Die Mundtheile und systematische Stellung der Milben. Zoolog. Anzeig. 4. Jahrg. 1881.*
84. **Haller, G.** *Ueber den Bau der vögelbewohnenden Sarcoptiden (Dermaleichiden). Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.*
85. **Henking, H.** *Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*
86. **Koenike, F.** *Zur Entwicklung der Hydrachniden. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.*
87. **Kramer, P.** *Zur Naturgeschichte der Milben. Arch. f. Naturgesch. 42. J. 1876.*
88. **Kramer, P.** *Ueber Dendroptus. Arch. f. Naturg. 42. Jahrg. 1876.*
89. **Kramer, P.** *Ueber die Segmentirung b. d. Milben. Arch. f. Naturg. 48. J. 1882.*
90. **Kramer, P.** *Ueber Gamasiden. Arch. f. Naturgesch. 48. Jahrg. 1882.*
91. **Laboulbène, A. et Mégnin, P.** *Mémoire sur la Sphaerogyna ventricosa. Journ. de l'Anat. et Phys. 21. Année. Paris 1885.*
92. **Lohmann, H.** *Die Unterfamilie der Halacaridae Murr. u. die Meeresmilben der Ostsee. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. 4. Bd. 1889.*
93. **Mac Leod, J.** *Communication préliminaire relative à l'anatomie des Acariens. Bull. Acad. Roy. Sc. Belgique. 3 sér. T. 7. 1884.*
94. **Mégnin, P.** *Mémoire sur un nouvel Acarien de la famille des Sarcoptides, le Tyroglyphus rostro-serratus et sur son Hypopus. Journ. Anat. et Phys. 1873.*
95. **Mégnin, P.** *Mémoire sur le Hypopus. Journ. Anat. Phys. 1874.*
96. **Mégnin, P.** *Sur les Métamorphoses des Acariens de la famille des Sarcoptides et de celles de Gamasides. Comptes rendus Acad. Sc. T. 78. 1874.*
97. **Michael, A. D.** *British Oribatidae. Vol. 1 u. 2. London. Roy. Society for 1883.*
98. **Michael, A. D.** *The Hypopus Question or the Life History of certain Acarina. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. 17. 1884.*
99. **Michael, A. D.** *Researches into the life histories of Glyciphagus domesticus and G. spinipes. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. 20. 1890.*
100. **Nalepa, A.** *Anatomie der Phytopten. Sitz. Ber. Math. Nat. Cl. k. k. Akad. Wiss. Wien. 95. Bd. 1887.*
101. **Nalepa, A.** *Beiträge zur Systematik der Phytopten. Sitz. Ber. Math. Cl. Akad. Wiss. Wien. 98. Bd. 1889.*
102. **Neuman, C. J.** *Sur le développement des Hydrachnides. Entom. Tijdsskrift. Stockholm. T. 1. 1880.*
103. **Nitzsch, C. J.** *Ueber die Fortpflanzung des Pteroptus vespertilionis. Arch. f. Naturgesch. 3. Jahrg. 1837.*
104. **Robin et Mégnin.** *Mémoire sur les Sarcoptides plumicoles. Journ. Anat. Phys. Paris 1877.*
105. **Winkler, W.** *Das Herz der Acarinen nebst vergleichenden Bemerkungen über das Herz der Phalangiden und Chernetiden. Arb. Zool. Inst. Wien. T. 7. 1888.*
106. **Winkler, W.** *Anatomie der Gamasiden. Arb. Zool. Inst. Wien. T. 7. 1888.*

XVIII. Capitel.

PENTASTOMIDEN.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung des Pentastomum beruht im Wesentlichen noch auf den eingehenden Untersuchungen Leuckart's, welche durch verschiedene kleinere Mittheilungen ergänzt und neuerdings durch die ausführliche Arbeit von Stiles bestätigt und in einigen Punkten erweitert wurden.

1. Die Embryonalentwicklung.

Die Eier des Pentastomum sind von zwei Hüllen umgeben (Fig. 400 *A* und *B*, *h*). Sie machen ihre Entwicklung im Uterus des Mutterthieres durch, während sie sich allmählich dem Ausgang des Leitungsapparates nähern. Die Furchung ist eine totale (Leuckart, Macalister). Das Ei zerfällt in eine Anzahl Zellen von ungefähr gleicher Grösse, deren weiteres Schicksal sich nicht feststellen liess. Macalister spricht von der Bildung eines Blastoderms und Primitivstreifens, doch lauten diese Angaben höchst unbestimmt. Nach Leuckart wird ein Keimstreifen nicht gebildet. Schon früh scheidet der Embryo eine Cuticula an der Oberfläche ab, und diese erfährt an einer Stelle, welche der Rückenfläche des Embryos entspricht, eine kreisförmige Verdickung. Wenn sich die Cuticula vom Embryo ablöst und eine dritte Hülle um diesen bildet (Fig. 400 *A* und *B*, *ch*), bleibt sie an jener Stelle mit der Oberfläche des Embryos in Verbindung (Rückenzapfen, *rz*). Auch die Chitinhaut, welche nunmehr wieder als Bedeckung des Embryos abgeschieden worden ist, zeigt an der gleichen Stelle eine Verdickung, welche sich grubenartig einsenkt. Die hier zunächst noch bestehende Verbindung beider Chitinverdickungen (der Rückenzapfen) wird eingeschnürt und löst sich, doch bleibt ihre Spur am Embryo in Form eines grubenartigen Gebildes zurück, welches am Embryo von P. taenioides eine kreuzförmige Zeichnung besitzt (Fig. 400 *B* und *C*, *rk*). Auch an der abgelösten Haut ist der Rest als kreisförmige Verdickung (die sog. Facette) noch erhalten (Fig. 400 *B*, *f*). Das Gebilde erinnert an die sog. Mikropyle oder das Rückenorgan der Crustaceen (pag. 350), mit dem es auch bereits von Leuckart verglichen wurde.

Eine gewisse äussere Aehnlichkeit zeigen die sog. Urtracheen der Milben in der Bildung mit dem Rückenzapfen des Pentastomum; freilich sind diese

Gebilde paarig und liegen ventral, so dass eine wirkliche Uebereinstimmung nicht vorhanden ist (pag. 628).

Die frühe Abstossung einer cuticularen Hülle innerhalb des Eies, welche jedenfalls als Häutung anzusehen ist, erinnert an die Bildung der Deutovum-Membran bei den Milben (pag. 622); freilich finden ganz ähnliche Vorgänge auch bei den Crustaceen statt (vgl. pag. 322).

Ehe sich noch der Rückenzapfen durchschnürt, d. h. die Cuticularhaut völlig von dem Embryo gelöst wird, sind an dessen Ventralseite zwei Paar stummelförmiger Anhänge zur Ausbildung gekommen, die Extremitäten, an denen auch bald der Krallenapparat auftritt. Schon vorher hatte sich ein schmaler hinterer Theil, der sog. Schwanz, von dem gedrungenen Rumpf abgesetzt (Fig. 400 *A* und *B*, *s*). Der Schwanz ist beim Embryo nach vorn umgeschlagen und liegt der Bauchfläche an.

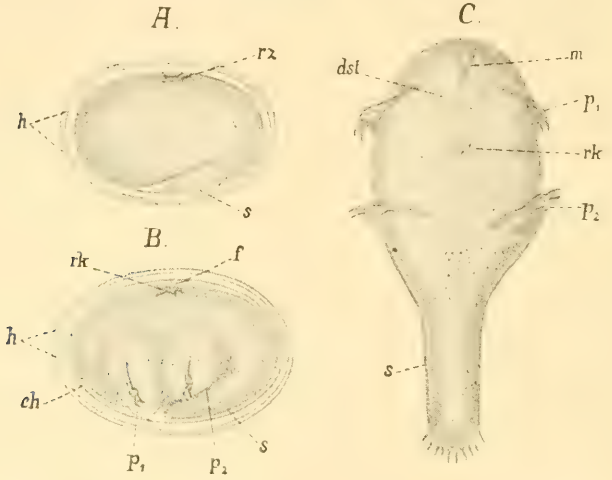


Fig. 400. *A—C* Embryonen in den Eihüllen und freigewordener Embryo (Larve) von Pentastomum taenioides (nach Leuckart).

dst Drüsenstigma, *eh* Embryonalhaut, *f* „Facette“, *h* Eihüllen, *m* Mundspange, p_1 und p_2 Fussstummel, *rk* Rückenkreuz (Rückenorgan), *rz* Rückenzapfen, *s* Schwanzanhang. Der Bohrapparat des Embryos ist nicht eingezeichnet.

Dieser Schwanzanhang ist für die Embryonen einiger Arten von Pentastomum charakteristisch. Bei P. taenioides ist er ziemlich ansehnlich (Fig. 400 *B* und *C*), während er bei P. proboscideum nur einen kleinen zweispitzigen Anhang darstellt (Fig. 401 *s*). Die Embryonen von P. oxycephalum entbehren des Schwanzanhanges überhaupt und sind hinten abgerundet. In dieser Gestalt verlässt der Embryo später das Ei (van Beneden, Schubärt); er ist also weit von der Gestaltung des Mutterthieres entfernt und hat sehr eingreifende Umwandlungen durchzumachen, ehe er diese erreicht (Leuckart).

2. Der weitere Entwicklungsgang.

Die Uebertragung der Eier in den Zwischenwirth und die vierfüssige Larve. Die von Leuckart höchst eingehend auf ihre Entwicklung untersuchte Form, P. taenioides, lebt im geschlechtsreifen Zu-

stande in der Nasenhöhle des Hundes. Die Eier werden in den Nasenschleim abgelegt und gelangen mit diesem nach Aussen. Damit der Embryo frei werden kann, müssen die Eier von einem Zwischenwirth aufgenommen werden, z. B. von einem Kaninchen. In dessen Magen werden die Eihüllen gelöst und der Embryo wird als Larve frei. Auch bei dem neuerdings von Stiles untersuchten P. proboscideum ist der erste Theil des Entwicklungsganges ein ähnlicher. Die Eier dieser Form, welche in den Lungen von Schlangen lebt (Boa constrictor), gelangen erst in den Darmkanal, wo sie sich massenhaft im Koth vorfinden und werden mit diesem nach Aussen gebracht. Auch sie müssen von einem Zwischenwirth aufgenommen werden, um ihre weitere Entwicklung durchmachen zu können. Stiles verfütterte sie mit Erfolg an Mäuse.

Die nach vorn stumpfe, hinten zugespitzte, resp. mit einem Schwanzanhang versehene Larve besitzt zwei Paar Fussstummel, welche mit Chitinkrallen und einem dazu gehörigen Stützapparat ausgerüstet sind (Fig. 400 *C* und Fig. 401). Die beiden Krallen sitzen an einem Chitinring fest und erscheinen von dem Stützapparat ganz unabhängig. Dies hat Veranlassung gegeben, ein Endglied von einem Basalglied zu unterscheiden und die Extremitäten als zweigliedrige anzusehen. Stiles, welcher diese Auffassung vertritt, findet die Extremitäten besser gegen den Körper abgesetzt, als dies nach Leuckart's Darstellung mit den von letzterem Forscher als eingliedrig betrachteten Fussstummeln der Fall ist.

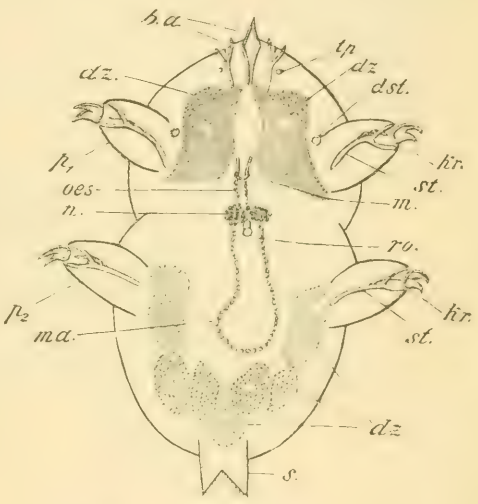


Fig. 401. Vierbeinige Larve von Pentastomum proboscideum von der Ventralseite gesehen (nach Stiles).

ba Bohrapparat, *dst* Drüsenstigma, *dz* Drüsenzellen, *kr* Krallen, *m* Mund, *ma* Magen, *n* Anlage des Nervensystems, *oes* Oesophagus, p_1—p_2 Fussstummel, *ro* Rückenorgan, welches vom Rücken her durchschimmert, *s* Schwanzanhang, *st* Stützapparat der Krallen, *tp* Tastpapille.

Am vorderen Körperende der Larve liegt ein aus mehreren Chitinstücken zusammengesetzter Bohrapparat (Fig. 401 *ba*), den man mit den Mundwerkzeugen der Arthropoden, besonders der Milben, verglichen hat, welcher aber in Folge seiner Lage und Entstehung vor dem Munde eine solche Vergleichung wohl kaum gestattet, sondern wahrscheinlich als Larvenorgan anzusehen ist (Stiles). Neben dem Bohrapparat finden sich zwei kleine Papillen, die als Tastorgane gedeutet werden (*tp*).

Der Mund liegt bei P. proboscideum ziemlich weit nach hinten, ungefähr auf der Höhe der vorderen Fussstummel (Fig. 400 *m*). Er ist von einer, wohl als Stütze dienenden, hufeisenförmigen Chitinspange umgeben und führt in einen engen Oesophagus, welcher in den weiteren Magendarm übergeht. Ein After ist nach Stiles nicht vorhanden, ob-

wohl ein solcher auf den übrigens nicht sehr genauen Abbildungen von Jaquart zu erkennen ist. Eine den Oesophagus umgebende Anhäufung von Zellen stellt die Anlage des Nervensystems dar (*n*). Ausserdem findet Stiles im Innern der Larve eine grosse Anzahl körnchenreicher Zellen in bestimmter Vertheilung, welche wohl zum Theil Drüsenzellen sind. Als äussere Oeffnungen von Drüsen (sog. Drüsenstigmen) werden zwei an der Basis der vorderen Extremitäten gelegene kreisförmige Gebilde angesehen (Fig. 400 und 401 *dst*).

Die encystirten Larven. Die im Darm des Zwischenwirthes frei gewordenen Larven durchsetzen mit Hilfe der Bewaffnung des vorderen Körperpoles und der Fussstummel die Darmwand und begeben sich in andere Organe, z. B. die Leber, wo sie sich festsetzen und durch eine von dem betreffenden Organ des Wirthes gelieferte bindegewebige Kapsel umschlossen werden. Hier macht die Larve eine Anzahl von Häutungen durch, bei deren erster bereits die Fussstummel sowie der Bohrapparat abgeworfen werden. Auch der Schwanzanhang ist nicht mehr zu erkennen, und die Larve hat eine gedrungene, walzenförmige Gestalt an-

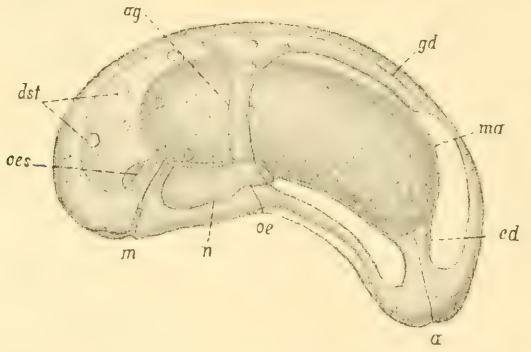


Fig. 402. Encystirte Larve von Pentastomum taenioides aus den Eingeweiden eines Kaninchens. 9 Wochen nach Verfütterung der Eier (nach Leuckart).

a After, *ag* Ausführungsgang der Genitaldrüse, *dst* Drüsenstigmen, *ed* Enddarm, *gd* Geschlechtsdrüse, *m* Mund, *ma* Magen, *n* Anlage des Nervensystems, *oe* Geschlechtsöffnung, *oes* Oesophagus.

genommen. Leuckart fand in den Cysten von P. taenioides sieben Wochen nach der Infection ausser der wurm- oder besser madenförmigen Larve zwei abgeworfene Häute, welche Reste der Chitingebilde des Embryos, nämlich das Rückenkreuz und die hufeisenförmige Spange des Mundes, wahrscheinlich auch die Ueberreste der Fussstummel erkennen liessen. — Es folgen dann noch mehrere Häutungen, und diese Entwicklung nimmt eine lange Zeit in Anspruch, denn nach Leuckart vergehen fünf bis sechs Monate, ehe die Larve von P. taenioides im Zwischenwirth ihre völlige Ausbildung erreicht hat. Bei P. proboscideum scheint die Entwicklung etwas rascher zu verlaufen, nimmt aber doch auch mehrere Monate in Anspruch (Stiles).

Während des Verharrens in der Cyste und des Verlaufs der verschiedenen Häutungen ist das wichtigste die Ausbildung der inneren Organe; doch macht auch die äussere Gestalt einige weiter unten noch zu besprechende Veränderungen durch. Die inneren Organe, soweit sie

bei der freien Larve überhaupt schon nachgewiesen werden konnten, scheinen direct in diejenigen der encystirten Larve und des geschlechtsreifen Thieres überzugehen. Der Darmkanal, welcher bei der freien Larve nur einen geringen Umfang besass, erweitert sich und differenzirt sich in seine einzelnen Abschnitte, Pharynx, Oesophagus und Magendarm. Der letztere wird bald sehr umfangreich (Fig. 402 *ma*). Er endet nach hinten blind und tritt erst etwas später mit dem (wohl als Ectodermeinstülpung entstandenen) Enddarm in Verbindung (*ed*).

Die bei der freien Larve am Oesophagus vorhandene Anhäufung von Ganglienzellen (Fig. 401 *n*) bildet sich während des späteren Larvenlebens zu der Unterschlundganglienmasse und dem Schlundring aus, welche das Centralnervensystem des ausgebildeten Thieres darstellen. Die Unterschlundganglienmasse ist zur Zeit des frühen Larvenlebens bedeutend umfangreicher als beim ausgebildeten Thier und nimmt einen ansehnlichen Theil der Bauchfläche ein (Leuckart, Fig. 402 und Fig. 403 *n*).

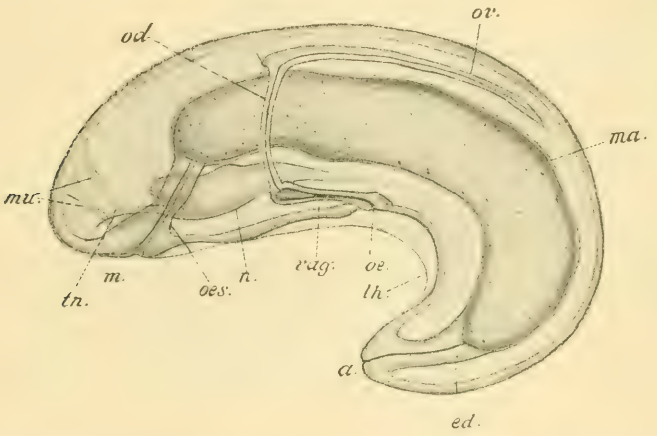


Fig. 403. Encystirte weibliche Larve von Pentastomum taenioides aus den Eingeweiden eines Kaninchens. Ungefähr vier Monate nach der Verfütterung der Eier (nach Leuckart).

a After, *ed* Enddarm, *lh* Larvenhaut (abgehobene Cuticula), *m* Mund, *ma* Magen, *mu* Muskeln, die vom Pharynx zur Körperwand ziehen und zur Bewegung des ersteren dienen, *n* Nervensystem, *od* Oviduct, *oe* Geschlechtsöffnung, *oes* Oesophagus, *ov* Ovarium, *tn* Tastnerv, der vom Schlundganglion zu den Papillen zieht, *vag* Vagina.

Die Geschlechtsorgane sind in der Anlage schon frühzeitig zu erkennen; doch lassen sich nach Leuckart die beiden Geschlechter Anfangs nicht unterscheiden. Es ist dorsal vom Magen ein unpaarer langer Zellenstrang vorhanden, die Keimdrüse (Fig. 402 *gd*). Diese gabelt sich vorn in zwei Stränge (die Anlage des Leitungsapparates, *ag*), welche den vorderen Theil des Magens umfassen und nach ihrer Wiedervereinigung ventral noch im Bereich der Ganglienmasse nach Aussen münden (*a*). Beim Männchen erfahren diese Lagerungsverhältnisse keine sehr beträchtliche Veränderung, da die männliche Geschlechtsöffnung beim ausgebildeten Thier im vorderen Körpertheil nicht weit hinter dem Munde gelegen ist, die Verlagerung nach vorn also keine bedeutende ist. Die weibliche Geschlechtsöffnung findet sich jedoch im ausgebildeten Zustand am hinteren Körperende, ganz in der Nähe des Afters (Fig. 404 *oe*). und

Leuckart nimmt an, dass sie durch stärkeres Wachsthum der zwischen ihr und dem Munde gelegenen Parthien bei gleichzeitigem Zurückbleiben der hinteren Region an das Körperende verlagert wurde. Die Fig. 403 stellt ein Uebergangsstadium dar. In ihr erscheint die Geschlechtsöffnung schon weiter als in Fig. 402 nach hinten verlagert. Es ist hier bereits die Differenzirung der Vagina vom übrigen Leitungsapparat eingetreten. In Fig. 404 sieht man die Geschlechtsöffnung bereits neben dem After gelegen; hier sind somit im Ganzen schon die definitiven Lagerungsverhältnisse erreicht.

Stiles findet schon früh eine Differenzirung der Geschlechter, doch scheinen die von ihm bei P. proboscideum aufgefundenen Stadien auf einer weniger tiefen Entwicklungsstufe zu stehen als die von Leuckart bei P. taenioides beobachteten.

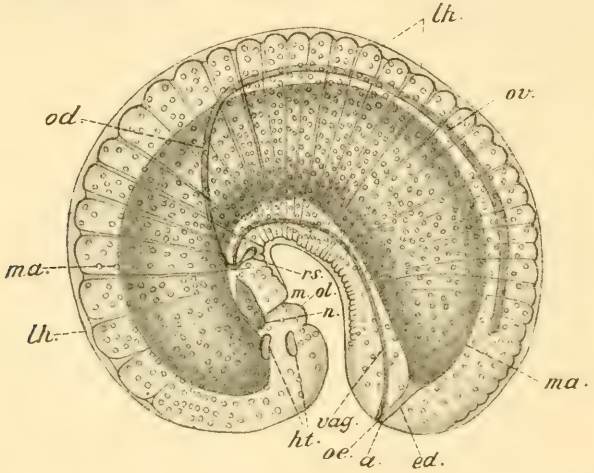


Fig. 404. Encystirte weibliche Larve von Pentastomum proboscideum (das sog. P. subcylindricum) aus den Eingeweiden einer Maus. 6½ Woche nach Verfütterung der Eier (nach Stiles).

a After, *ed* Enddarm, *ht* Hakentaschen, *lh* Larvenhaut (abgelöste Cuticula), *m* Mund, *ma* Magen, *n* Anlage des Nervensystems, *od* Oviduct, *oe* Geschlechtsöffnung, *ol* Oberlippe, *ov* Ovarium, *rs* Receptaculum seminis, *vag* Vagina.

Nach den Angaben von Hoyle scheint es, als könnten die Geschlechtsdrüsen vielleicht ursprünglich paarig gewesen sein. Wenn sich dies so verhielte, so würde mit der späteren Vereinigung der Keimdrüsen zu einem unpaaren Organ ein ähnlicher Vorgang gegeben sein, wie er bei den Milben stattfindet (pag. 627). Die Lagerung der (weiblichen) Geschlechtsöffnung am hinteren Körperende, welche dem gewöhnlichen Verhalten der Arachnoiden widerspricht, würde nach der von Leuckart gegebenen Erklärung als eine secundäre Erscheinung anzusehen sein.

Während der Körper der encystirten Larve nach den ersten Häutungen ganz glatt erschien, tritt später eine Ringelung an demselben auf (Fig. 404), welche bei P. proboscideum von der Mitte des Körpers aus nach vorn und hinten fortschreitet und jedenfalls nicht als eine wirkliche Segmentirung anzusehen ist, wie schon aus ihrem späten Auftreten

und der Art ihres Fortschreitens hervorgehen dürfte. Diese Ringe der Oberfläche erreichen bei einigen Pentastomen, z. B. bei P. protelis nach Hoyle eine ziemliche Breite, und zwischen ihnen treten Einschnürungen auf, so dass dadurch ganz der Eindruck einer Gliederung hervorgebracht wird. Auch bei P. proboscideum fällt dieses Verhalten schon auf, und tritt mehr hervor als bei P. taenioides. Bei anderen Pentastomen finden sich erhabene Ringe wie breite Fassreifen um den Körper, die durch Zwischenräume getrennt sind (van Beneden, Jaquart). Auch dadurch wird der Eindruck einer Segmentirung hervorgerufen.

Ueber die ganze Oberfläche des Körpers verbreitet und später in Folge der Ringelung derselben in Reihen angeordnet, erscheinen kleine kreisrunde Oeffnungen in der Chitinhaut, ähnlich den beiden Drüsenstigmen der vierbeinigen Larve (Fig. 404). Dieselben wurden schon von Leuckart als die Mündungen von Hautdrüsen erkannt. Eine in später Larvenzeit auftretende Differenzirung der Chitinbedeckung sind die sog. Stachelkränze, welche am Hinterrande jedes Ringes auftreten und für die vollständig ausgebildeten Larven charakteristisch sind (Fig. 405 *st*). Die früher für eine geschlechtsreife Form gehaltene und als P. denticulatum bezeichnete Larve von P. taenioides zeigt eine besonders starke Ausbildung der Stachelkränze. Dieselben sind dem Thier wahrscheinlich bei seinen Bewegungen von Vortheil. Wichtigere Organe für die Bewegung und Befestigung des Thieres sind die Haken, zwei Paare krallenartiger Chitingebilde (Fig. 405 *h*), welche in je zwei taschenförmigen, vor dem Munde gelegenen Einsenkungen der Körperhaut zur Ausbildung kommen (Fig. 404 *ht*). Mit den Fussstummeln der Larve haben die Haken nichts zu thun und ebensowenig sind sie als Extremitäten anzusehen, wie aus ihrer Entstehung vor dem Munde und in Einsenkungen hervorgeht. Später werden die Haken weiter nach hinten in die Gegend des Mundes oder sogar hinter denselben verlagert (Fig. 405). Von Differenzirungen der Oberfläche ist noch eine grössere Anzahl paarweise angeordneter Papillen am Vorderende zu erwähnen (Fig. 405 *tp*), welche als Tastorgane gedeutet werden (Leuckart, Stiles).

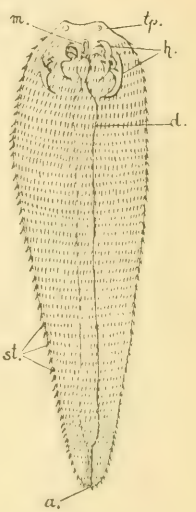


Fig. 405. Freie Larve von Pentastomum taenioides (das sogen. P. denticulatum) aus der Leber des Kaninchens oder der Nasenhöhle des Hundes (nach Leuckart). *a* After, *d* Darm, *h* Haken, *m* Mund, *st* Stachelkränze, *tp* Tastpapille.

Die letzte Larvenform und ihre Uebertragung in den definitiven Wirth. Mit den besprochenen äusseren und inneren Entwicklungsvorgängen hat sich der Körper der Larve in die Länge gestreckt, so dass er gezwungen wurde, sich in der Cyste einzurollen. Im Grossen und Ganzen wird innerhalb der Cyste schon die Gestaltung des Geschlechtsthieres erreicht. Die Larve (Fig. 405) durchbricht nun die Cyste und entfernt sich durch active Wanderung von ihrem bisherigen Wohnort, wobei ihr die Stachelkränze von Vortheil sind. Wird der Zwischenwirth, welcher sie beherbergt, zu dieser Zeit von einem Raubthier zerrissen, so gelangt die Larve aus dessem Munde wahrscheinlich direct in die Nasenhöhle, um hier durch nochmalige Häutung das Stachelkleid abzuwerfen und endlich die völlige Organisation des geschlechtsreifen Pentastomum

zu erhalten. Findet die Larve jedoch nicht eine so günstige Gelegenheit, ihren definitiven Träger zu erreichen, so kapselt sie sich im Körper des Zwischenwirthes von Neuem ein. Eingekapselte Larven von genügender Reife, welche mit dem Fleisch des Zwischenwirthes von einem Raubthier aufgenommen werden und in dessen Darm gelangen, durchbrechen die Darmwand und gelangen durch active Wanderung in die Luftwege und die Nasenhöhle (Gerlach, Stiles).

3. Allgemeines.

In der Entwicklung von Pentastomum bildet den wichtigsten Punkt das Auftreten der mit zwei Paar Extremitäten versehenen Larve. Diese Larvenform deutet entschieden darauf hin, dass wir es in Pentastomum mit einem Arthropoden zu thun haben, was aus der Organisation des ausgebildeten Thieres nicht so sicher hervorgeht. Diese Larvenform war es auch vor allen Dingen, welche die Zusammenstellung des Pentastomum mit den Milben veranlasste. Die Aehnlichkeit würde noch grösser sein, wenn bei Pentastomum auch eine sechsfüssige Larve aufträte, wie dies behauptet wurde (De Filippi). Leider ist die betreffende Angabe De Filippi's welche von Wichtigkeit wäre, sehr unsicherer Natur, wie ein Blick auf seine Abbildungen zeigt. Eine directe Vergleichung der Pentastomumlarve mit derjenigen der Milben ist in Folge des Fehlens der Mundwerkzeuge bei der ersteren ausgeschlossen. Freilich kann hier eine Rückbildung stattgefunden haben, welche noch weiter geht als die auch bei den Milben schon auftretenden Rückbildungserscheinungen, und es ist immerhin möglich, dass sich Pentastomum von milbenähnlichen Formen ableitet. Gewisse Milben, wie z. B. die Phytopten, bei denen zwei Beinpaare schwinden, und welche eine langgestreckte Form annehmen (vgl. pag. 632 u. 633), könnten einen Hinweis für das Zustandekommen einer Form wie Pentastomum liefern (Leuckart). Aber es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass dafür ein bestimmter Anhalt nicht vorliegt, und man könnte Pentastomum mit beinahe ebenso viel Recht von anderen Gruppen der Arthropoden herleiten. Leider bietet auch die Organisation des ausgebildeten Thieres keinen rechten Anhaltspunkt, sondern lässt nur erkennen, dass Pentastomum eine in Folge des Parasitismus stark rückgebildete Form ist. Wichtige Organsysteme, wie die Respirations- und Excretionsorgane, welche sonst durch ihre charakteristische Ausbildung die Bestimmung der systematischen Stellung erleichtern, sind nicht vorhanden. Auch ein Blutgefässsystem gelangt nicht zur Sonderung. Dagegen finden wir in der quergestreiften Musculatur einen Arthropodencharakter. Dass auch die Genitalorgane möglicher Weise in diesem Sinne zu verwenden sind, wurde schon oben (pag 650) angedeutet. Das Ovarium zeigt ähnliche Structurverhältnisse wie bei den Arachniden, indem sich die Eier an seiner Oberfläche follikelartig vorbuchten und das Ovarium dadurch eine traubige Beschaffenheit erhält.

Litteratur.

1. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'organisation et le développement des Linguatules (Pentastoma). Ann. Sc. Nat. 3e sér. Zool. T. 11. 1849.*
2. **Filippi, F. de.** *Nuova linguatula con embrioni di particolar forma. Archivio per la Zool., Anat. e Fisiol. Fasc. 1. Vol. 1. Genova 1861.*
3. **Gerlach, A. C.** *Pentastomum denticulatum bei zwei Ziegen. Jahresber. d. k. Thierarzneischule zu Hannover. II. 1869.*

4. **Hoyle, W. E.** *On a new Species of Pentastomum (P. protelis), from the Mesentery of Proteles cristatus etc. Transactions Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 32. 1887.*
5. **Jaquart, H.** *Mécanisme de la retraction des ongles des Felis et des crochets des Linguatules trouvées dans les poumons des serpents. Journ. Anat. et Phys. norm. et path. etc. Paris. 3 année. 1866.*
6. **Leuckart, R.** *Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860.*
7. **Lohrmann, E.** *Untersuchungen über den anatomischen Bau der Pentastomen. Arch. f. Naturg. 55. Jahrg. 1889.*
8. **Macalister, A.** *On two new species of Pentastoma. Proc. Roy. Irish. Acad. 2. ser. Vol. 2. Dublin 1875—77.*
9. **Schubärt, T. D.** *Ueber die Entwicklung des Pentastomum taenioides. Zeitschr. f. wiss. Zool. 4. Bd. 1853.*
10. **Stiles, Ch. W.** *Bau und Entwicklungsgeschichte von Pentastomum proboscideum u. P. subcylindricum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891. (Diese Arbeit enthält ein sehr ausführliches Verzeichniss der Litteratur über die Pentastomiden.)*

XIX. Capitel.

PANTOPODEN.

Eiablage und Brutpflege. Die Weibchen der Pantopoden legen ihre Eier nicht frei ab, sondern übergeben sie den Männchen, welche sie an ihrem dritten Extremitätenpaar, den sog. Eierträgern (Fig. 416, 3, pag. 671), befestigen und mit sich herumtragen, bis der Embryo zur Reife gelangt ist. Die Eier sind gewöhnlich in grössere Päckchen zusammengehäuft, welche an 100 Eier enthalten können. Solcher Päckchen finden sich mehrere am Männchen vor, so dass ein tüchtig beladenes Männchen an 1000 Eier tragen kann (Dohrn). In diesen Fällen pflegen die Eier klein zu sein. So verhält es sich bei den meisten Pantopoden; bei der Gattung Pallene jedoch sind die Eier verhältnissmässig gross (0,25 mm im Durchmesser) und besitzen beispielsweise das 125fache Volumen der Eier von Phoxichilidium und Tanystylum (Morgan). Pallene trägt nur wenige, gewöhnlich nur zwei Eier in jeder Kittmasse. Solcher Kittmassen sind bei Pallene ebenfalls nur wenige vorhanden (Dohrn). Nymphon besitzt nach Hoek besonders grosse Eier (bei N. brevicaudatum 0,5 bis 0,7 mm im Durchmesser), doch trägt diese Gattung dabei eine grössere Anzahl von Eiern. Diese grossen Eier sind besonders dotterreich, was bei den kleineren offenbar weniger der Fall ist. Die Form der Eier ist kugelrund; innerhalb der Kittmasse wird jedes Ei noch von einer besonderen, dünnen Membran umgeben (Fig. 406 *B*).

1. Die Furchung und Keimblätterbildung.

Die Furchung der Eier ist eine totale (Dohrn, Hoek, Morgan), doch verhalten sich in dieser Beziehung die einzelnen Gattungen verschieden, indem die mit kleineren Eiern versehenen, z. B. Phoxichilidium und Tanystylum eine äquale, die mit grösseren Eiern (Pallene, Nymphon) eine inäquale Furchung zeigen (Morgan).

Die ersten Entwicklungsvorgänge am Pantopodenei waren bisher nur höchst unvollkommen bekannt. Nachdem schon vor langen Jahren (1843) von Kölliker eine Angabe über die totale Furchung gemacht worden war, beschrieb Dohrn (No. 3) später einige Furchungsstadien von Pygnogonum, welche die totale Furchung bestätigten. Bei seinen Untersuchungen des

Challengermaterials fand Hoek einzelne Entwicklungsstadien, welche aber der Natur der Sache nach nur ein lückenhaftes Bild von der Embryonalentwicklung zu geben vermochten. Hoek suchte dasselbe später durch einige Beobachtungen am lebenden Object zu ergänzen (Pallene, No. 7). Sodann hat Morgan die Furchung und Keimblätterbildung untersucht (No. 10 und 11), und in einer ganz neuerdings erschienenen Arbeit (No. 12) schildert er diese Vorgänge bei einigen Formen in eingehender Weise. An seine Darstellung werden wir uns daher besonders zu halten haben.

Pallene. Bei Pallene wird das Ei durch die erste Furchungsebene in ein grösseres und ein kleineres Blastomer zerlegt, wovon das letztere ungefähr den vierten Theil des ersteren im Umfang beträgt (Morgan). Nach Hoek's Beobachtung geht die Theilung der Kerne in den ersten Stadien derjenigen der Blastomeren voraus. Durch eine zur ersten Theilungsebene senkrechte Ebene werden beide Kugeln in zwei neue zerfällt, so dass jetzt zwei Mikro- und zwei Makromeren gebildet sind. Die dritte Theilungsebene steht senkrecht auf den beiden vorhergehenden und lässt je vier Mikro- und Makromeren entstehen. Darauf folgt ein Stadium von 8 kleinen und 8 grossen Furchungskugeln. Von da ab halten Mikro- und Makromeren nicht mehr gleichen Schritt in der Theilung. In einem späteren Stadium erkennt man auf Schnitten ähnliche Bilder, wie das von Fig. 407 *A*, nur dass der Pol der Mikromeren aus schmäleren Zellen gebildet wird, als dort. Die Zellen haben, wie man sieht, Pyramidenform, doch reichen die Zellgrenzen nicht bei allen bis in das Centrum hinein. Damit ist schon der Uebergang zu dem folgenden wichtigen Stadium angedeutet.

Eine inäquale Furchung scheint auch den dotterreichen Eiern von Nymphon brevicaudatum zuzukommen, denn nach Hoek's Abbildung (Fig. 2 Taf. XIX, No. 6) setzt sich in einem späteren Stadium die eine Hälfte des Eies aus kleineren, die andere Hälfte aus grösseren Zellen zusammen.

Die Kerne der pyramidenförmigen Zellen rücken mit dem umgebenden Plasma an die Peripherie (Fig. 406 *A* u. *B*). Die Grenzen der Blastomeren bleiben dabei zum Theil noch erhalten (*dp*), zum Theil aber schwindet diese Abgrenzung, besonders gegen die Mitte des Eies hin (*A* und *B*). Die Kerne sind von Protoplasmahöfen umgeben, welche Fortsätze in den Dotter erstrecken. Da diese Protoplasmacomplexe, indem sie sich durch Theilung vermehren und enger an einander rücken, das Blastoderm liefern (Fig. 406 *C*), so ergiebt sich hier ein ähnliches Verhalten wie bei den Spinnen, d. h. die Dottermasse erscheint in Dotterpyramiden gesondert, welche später zerfallen. Nach Hoek's Darstellung scheint übrigens diese Zertheilung des Dotters auch in späteren Stadien noch nachweisbar zu sein, wenn das Blastoderm bereits zur Ausbildung gelangt ist (man vgl. eine Abbildung von Nymphon brevicaudatum, No. 6, Taf. XIX, Fig. 5). Im Centrum des Eies tritt eine Höhle auf (Fig. 406 *A*, *fh*), welche als Furchungshöhle anzusehen ist. Allerdings scheint ihr Vorkommen nicht constant zu sein (Morgan), jedenfalls schwindet sie bald wieder. Im Ganzen würde auch dieses Verhalten, wenn es sich als richtig herausstellt, eine gewisse Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bekunden, wie sie für die Spinnen dargestellt wurden (pag. 570). Die Furchung geht auch hier aus der totalen

in eine superficielle über. Desgleichen scheint eine Concentration des Blastoderms nach demjenigen Pole hin stattzufinden, an welchem später die ersten Andeutungen des Embryos auftreten (Fig. 406 *C*). Am gegenüberliegenden Pole des Eies, welcher früher ebenfalls periphere Zellen zeigte (*A* und *B*), sind dieselben geschwunden.

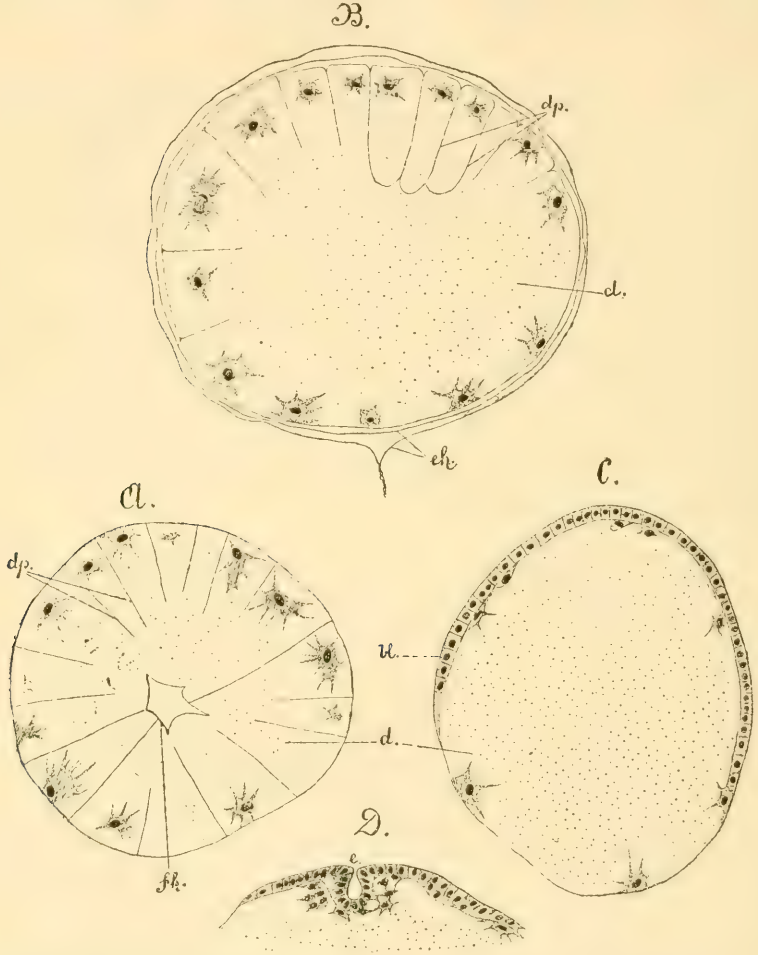


Fig. 406. *A—D* Schnitte durch Eier von Pallene in verschiedenen Stadien der Blastodermbildung (nach Morgan).

In *D* tritt eine Einstülpung (*e*) am Blastoderm auf, in deren Umgebung sich Zellen ablösen, wahrscheinlich die ersten Mesodermzellen.

bl Blastoderm, *d* Dotter, *dp* Dotterpyramiden, *e* Einstülpungsöffnung, *eh* äussere und innere Eihülle, *fh* Furchungshöhle (?).

Zur Zeit, wenn das Blastoderm nur einen Theil des Eies umgiebt, sieht man unter ihm einzelne Zellen von amöboider Form gelegen (Fig. 406 *C*). Nach Morgan findet eine Abspaltung von Zellen statt, welche von dem an Zellen reicheren Pol der Mikromeren ausgeht und

sich auf dem übrigen Umfang des Eies fortsetzt. In Folge dieser Theilung der Blastodermzellen in radialer Richtung, welchen Vorgang Morgan im Vergleich mit dem von ihm bei anderen Pantopoden beobachteten Verhalten als einen Delaminationsprozess auffasst, soll eine untere Schicht von Zellen gebildet werden, welche wohl als Entoderm anzusehen wäre. Eine solche Auffassung erscheint durch die bisher bekannt gewordenen Thatsachen nicht genügend gestützt, und bezüglich der Bildung der Keimblätter wird durch Morgan's Beobachtungen noch eine andere Annahme ermöglicht. An dem zellenreicheren Pole des Eies tritt nämlich eine Verdickung des Blastoderms auf, welche Morgan mit dem Cumulus primitivus der Spinneneier vergleicht (pag. 573). An dieser Stelle entsteht sodann eine Einsenkung (Fig. 406 *D*, *e*), von welcher aus eine rege Vermehrung der Zellen vor sich geht. Morgan selbst fasst diesen Vorgang als die Bildung des Mesoderms auf und meint, dass ein Theil der gegen den Dotter vordringenden amöboiden Zellen auch entodermaler Natur ist. Beide Keimblätter sind noch nicht von einander geschieden. Jedenfalls hat der ganze Vorgang grosse Aehnlichkeit mit der Bildung der Keimblätter bei den Araneinen. Es werden amöboide Zellen gebildet, welche gegen den Dotter vordringen und aus denen wohl später der Mitteldarm hervorgeht. Dass ein Theil der Zellen, welche in der Nähe der Einstülpung ihren Ursprung nehmen, die Anlage des Mesoderms darstellt, ist zweifellos. Diese Zellen vermehren sich bald reichlich und ordnen sich zu zwei Bändern an, den Mesodermstreifen. Die Einstülpung, welche man nach ihrer Beziehung zur Bildung der Keimblätter als Blastoporus ansehen möchte, soll nach Morgan das Stomodaeum sein.

Tanystylum und Phoxichilidium. Die kleineren und weniger dotterreichen Eier der Pantopoden wie die von Tanystylum und Phoxichilidium verhalten sich insofern abweichend von den vorher betrachteten dotterreichen Eiern, als sie einer äqualen Furchung unterliegen, vermöge deren das Ei in zwei, vier, acht und sechzehn gleich grosse Blastomeren zerfällt. Infolgedessen sind auch die pyramidenförmigen Zellen des späteren Stadiums von ungefähr gleichem Umfang (Fig. 407 *A*). Dadurch, dass der Dottergehalt dieser Eier ein geringerer ist, geht auch die Weiterentwicklung in abweichender Weise vor sich. Es wird zunächst kein eigentliches Blastoderm gebildet, wie bei Pallene, sondern der Delaminationsprozess soll in Form einer multipolaren Einwanderung vor sich gehen (Fig. 407 *B*). Es scheint dabei eine Furchungshöhle aufzutreten, wie aus der Fig. 407 *B* zu erkennen ist. Die pyramidenförmigen Zellen theilen sich direct in eine äussere und eine innere Zelle. Sowohl die inneren wie die äusseren Zellen fahren darauf fort, sich weiter zu theilen. Die letzteren bilden eine regelmässige Lage von Zellen an der Peripherie, das Blastoderm (Fig. 407 *C*, *bl*), während die inneren Zellen ihre regelmässige Abgrenzung verlieren. So kommt eine Dottermasse zu Stande, in welche vereinzelte Zellen eingelagert sind (*C*, *d* und *z*). Offenbar waren die inneren Zellen reicher an Dotter, welcher nun zu der gemeinsamen Masse zusammengeflossen ist. Damit bietet der Embryo dann ähnliche Verhältnisse dar, wie sie bei anderen Arthropoden, z. B. bei den Spinnen, gegeben sind, nämlich eine periphere Zellenlage (das Blastoderm) und die innere Dottermasse mit einzelnen darin vertheilten Zellen. Allerdings soll die Entstehung der letzteren bei den Pantopoden eine abweichende sein, wie gezeigt wurde (Fig. 407 *B*). Die

Bildung der Keimblätter konnte bei den Formen mit äqualer Furchung nicht genauer festgestellt werden, doch nimmt Morgan an, dass von den inneren Zellen (dem Entoderm) der Mitteldarm gebildet wird. Auch bei diesen Formen beobachtete Morgan schon früh eine Einsenkung der peripheren Zellschicht, welche er in Uebereinstimmung mit dem schon für Pallene besprochenen Verhalten als die Anlage des Stomodaeums ansieht. Diese Einsenkung zeigt eine dreikantige Gestalt, und dies hat Veranlassung gegeben, sie mit dem ebenfalls zuweilen dreikantig geformten Stomodaeum der Spinnen zu vergleichen.

Bei der immerhin noch verhältnissmässig geringen Kenntniss, welche wir von den ersten Entwicklungsvorgängen der Pantopoden besitzen, dürfte es allzu gewagt scheinen, schon jetzt weitere Schlüsse daran anknüpfen zu wollen. Dass eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Spinnen hervortritt, wurde schon erwähnt. Die von Morgan vertretene Spaltung des Blastoderms in zwei Zellschichten erinnert an die Vorgänge bei den Pseudoscorpionen (vgl. pag. 561); doch sind auch diese zu wenig bekannt, als dass man

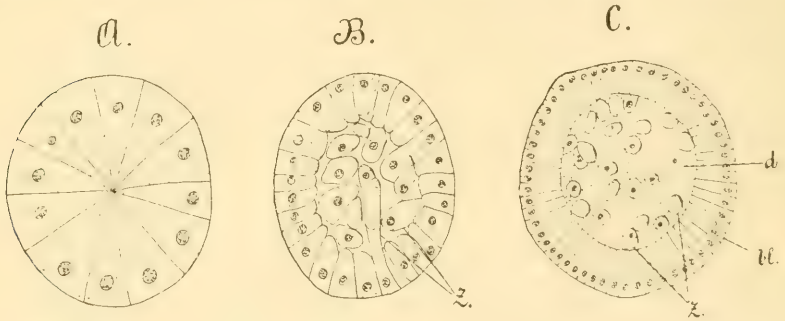


Fig. 407. *A—C* Schnitte durch Eier von Tanystylum (*A* u. *B*) und Phoxichilidium (*C*) im Endstadium der Furchung (*A*) und im Stadium der Delamination und Blastodermbildung (*B* u. *C*) (nach Morgan).

bl Blastoderm, *d* Dottermasse, *z* die Zellen, welche sich von den peripheren Zellen (Blastoderm) ablösen und in's Innere rücken.

den Vergleich weiter führen könnte. Die beginnende Ausbildung und weitere Differenzirung an dem einen Pole möchte man mit der Keimblätterbildung der Arachniden an einem beschränkten Theil des Blastoderms vergleichen. Morgan's Angaben über die Abspaltung bezw. multipolare Einwanderung der Zellen lauten zu bestimmt, als dass man sie auf eine von jenem Punkt ausgehende Einwanderung und darauf folgende Umwachsung des Dotters beziehen und sie mit dem entsprechenden Vorgang bei den Scorpionen vergleichen könnte. Immerhin dürfte das Augenmerk künftiger Beobachter auf diesen Punkt zu richten sein. Wenn die oben besprochene Einsenkung des Blastoderms auftritt, ist nach Morgan das Entoderm schon gebildet, sie dürfte also nicht dem Blastoporus verglichen werden, obwohl ein solcher Vergleich im Uebrigen sehr nahe liegt, um so mehr, da auch Morgan im Umkreise jener Einsenkung das Mesoderm entstehen lässt. Dass übrigens bei den Pantopoden ähnliche Vorgänge wie bei den Arachniden sich vollziehen, beweist die Bildung eines Keimstreifens, welcher allerdings sehr stark zurücktritt, aber dabei gewisse Merkmale zeigt, welche ihn demjenigen der Arachniden ähnlich erscheinen lassen.

Dotterreiche Eier dürften auch für die Pantopoden den ursprünglicheren Zustand repräsentiren und mit ihnen die Bildung eines Blastoderms (von der bei den Arthropoden gewöhnlichen Beschaffenheit) sowie diejenige eines Keimstreifens. Durch das Zurücktreten des Dotters wurden wahrscheinlich die Entwicklungsvorgänge stark beeinflusst und erreichten dadurch den Zustand, auf welchem sie uns jetzt entgegentreten (vgl. hierzu pag. 668).

2. Die weitere Ausbildung des Embryos.

Die bisherigen Kenntnisse von der Ausbildung des Embryos und der Anlage der Organe sind noch sehr unvollkommen. Die folgenden Angaben beziehen sich grösstentheils auf Pallene, welche Form von Morgan genauer untersucht wurde. Dabei muss aber noch besonders hervorgehoben werden, dass sich Pallene im Gegensatz zu anderen Pantopoden beinahe bis zur Erlangung der Gestalt des ausgebildeten Thieres im Ei entwickelt (vgl. pag. 663 u. 668).

Wenn die schon mehrmals erwähnte Einstülpung an der verdickten Seite des Blastoderms aufgetreten ist, erscheinen an der Oberfläche des Eies von Pallene weitere Verdickungen. Zwei derselben sind von ovaler Form und finden sich vor der dreikantigen Einsenkung gelagert (Fig. 408 *g*). Sie stellen die Anlage des oberen Schlundganglions dar. Auf der entgegengesetzten Seite der Einstülpung, also nach hinten, erstrecken sich zwei Reihen von Verdickungen, die Anlage der Ganglienkette (Fig. 408), und seitlich davon treten als stärkere Wulstungen die ersten Andeutungen der Extremitäten hervor (Fig. 409 *A*). Alle diese Organanlagen bilden einen vorn schmalen, nach hinten breiteren Streifen an der Oberfläche des Eies, welcher jedenfalls dem Keimstreifen anderer Arthropoden zu vergleichen ist. Da die Dottermasse nicht sehr umfangreich ist, so legt sich der Keimstreifen um einen grossen Theil des Eies herum. Mit der weiteren Ausbildung des Embryos erstreckt sich derselbe auch seitlich mehr über das gesammte Ei, so dass dann von einem gesonderten Keimstreifen nicht mehr gesprochen werden kann, sondern die Embryonalanlage nunmehr das ganze Ei umfasst. Dabei hat sich der Embryo auch etwas in die Länge gestreckt (Fig. 409 *A*).

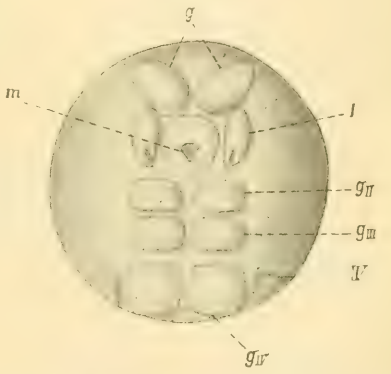


Fig. 408. Oberflächenansicht eines Eies von Pallene, welche den vorderen Theil der Embryonalanlage zeigt (nach Morgan).

g Anlage des oberen Schlundganglions, g_{II}—g_{IV} Bauchganglien, den Segmenten der Extremitäten *II*—*IV* zugehörig, *m* Mund, *I* Extremität I, *IV* Anlage der Extremität IV.

Die Anlage der Extremitäten erfolgt bei den verschiedenen Formen in differenter Weise. Bei Pallene wird zuerst das vorderste Gliedmaassenpaar angelegt, welches mit Scheeren versehen ist. Nach Morgan's Angaben liegt es neben dem Munde, doch scheint das erste Auftreten noch nicht sicher genug beobachtet zu sein. Auf das erste Extremitätenpaar folgt bei Pallene das vierte, und dementsprechend bemerkt man zwischen beiden eine Lücke, in welcher zwei Ganglienpaare, die der

zweiten und dritten Extremitäten, liegen (Fig. 408 u. 409 *A*). An das vierte Paar schliesst sich das fünfte und sechste an. Das dritte Paar kommt erst später zur Ausbildung; das zweite Paar fehlt bei Pallene überhaupt, und das siebente tritt wie das dritte erst kurze Zeit vorher auf, ehe der Embryo die Eihülle verlässt. Pallene erhält, wie man sieht, als Embryo bereits sämmtliche Extremitäten des ausgebildeten Thieres. Bei den meisten anderen Pantopoden ist dies jedoch nicht der Fall, sondern sie bringen innerhalb der Eihülle gewöhnlich nur drei Gliedmaassenpaare zur Ausbildung. Auch bei Nymphon brevicaudatum sind die Embryonen zur Zeit des Ausschlüpfens wahrscheinlich in Besitz sämmtlicher Extremitäten (Hoek).

Während des Auftretens und allmählichen Wachsthums der Extremitäten hat auch die Anlage des Nervensystems eine weitere Differenzirung erfahren. Fünf Paar grosser Ganglien lassen sich deutlich unterscheiden (Fig. 409 *A*). Sie gehören den Segmenten der zweiten bis sechsten Extremität an; es wäre von Wichtigkeit, zu erfahren, wie sich die ersten Extremitäten bezüglich der zugehörigen Ganglien verhalten, d. h. ob etwa ein postorales Ganglienpaar mit dem oberen Schlundganglion verschmilzt. — Die beiden vordersten der fünf Ganglienpaare treten später sehr nahe zusammen (Fig. 414 *B*). Beim ausgebildeten Thier sind diese Ganglien der Extremitäten II. und III. vereinigt. Zu den schon frühe vorhandenen Ganglien der drei ersten Gangbeinpaare (Fig. 409 *A*) kommen erst weit später diejenigen des vierten Beinpaares (der Extremität VII) und die Ganglien für das Abdomen hinzu (Morgan).

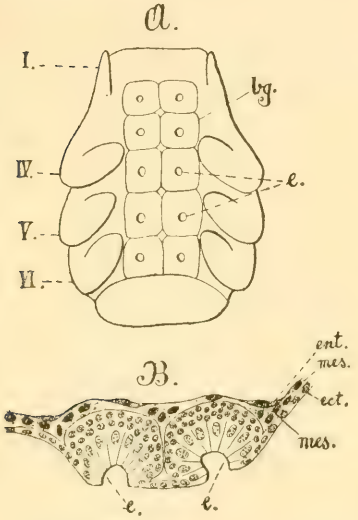


Fig. 409. *A* u. *B*. *A* Embryo von Pallene empusa, von der Bauchseite gesehen und *B* Theil eines Querschnittes durch denselben, um die paarigen Einsenkungen (*e*) an der Bauchfläche zu zeigen (nach Morgan). *I—VI* Extremitäten, *bg* Bauchganglienkette, in den Ganglien die Einsenkung (*e*) sichtbar, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm.

In den Ectodermverdickungen, welche die Anlage der Ganglien darstellen, tritt eine grubenförmige Vertiefung auf (Fig. 409 *A* und *B*, *e*), in deren Umgebung die Zellen der Verdickung eine regelmässige epitheliale Anordnung zeigen (Morgan). Es nimmt also eine Einsenkung des Ectoderms an der Bildung des Ganglions theil. Die Einstülpung schliesst sich später, ihre Höhlung ist aber noch zu erkennen, wenn die Ganglienkette bereits in's Innere gerückt und aus dem Zusammenhang mit der Körperbedeckung gelöst ist (Fig. 410 *e*).

Wenn die beiden vorderen Ganglienpaare sich vereinigen, erscheinen sie nur noch als ein einziges Paar, an welchem aber vier Gruben vorhanden sind, so dass dadurch die Zusammensetzung aus zwei Ganglienpaaren deutlich zu erkennen ist.

Morgan's Angaben über die Betheiligung von Ectodermeinstülpungen an der Bildung der Bauchganglien lauten so bestimmt, dass ein Zweifel daran nicht berechtigt erscheint (vgl. Figg. 409 und 410). Er selbst vergleicht

diese Gebilde mit den Ventralorganen des Peripatus (pag. 700) und eine gewisse Aehnlichkeit damit ist vorhanden, obwohl hervorgehoben werden muss, dass die Ventralorgane durchaus nicht in so directer Verbindung mit den Ganglien stehen, wie dies bei den Einsenkungen der Pantopoden der Fall ist. — Bei der Bildung des Gehirns liess sich die Theilnahme einer Ectodermeinstülpung, wie sie den Bauchganglien zukommt, nicht mit Sicherheit feststellen, obwohl man vielleicht gerade hier im Hinblick auf die Gehirneinsenkung der Arachniden eine solche Bildung erwartet hätte.

Die Ausbildung der äusseren Körpergestalt vervollständigt sich durch das Hinzukommen der noch fehlenden Extremitäten, sowie durch ihre Verlängerung und das Eintreten ihrer Gliederung. Das erste Paar rückt mehr nach vorn und an die Dorsalseite. An seiner Basis ist der Rüssel

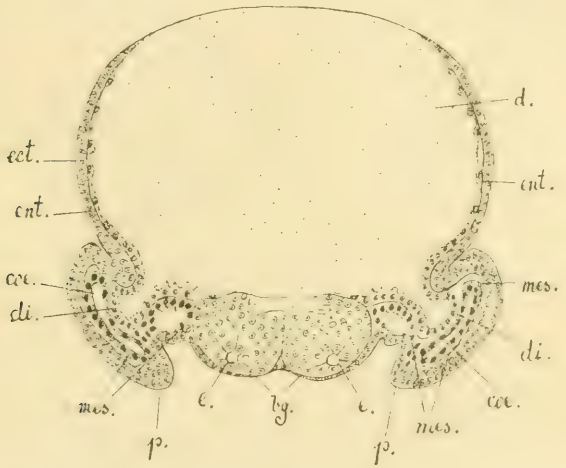


Fig. 410. Querschnitt durch einen Embryo von Pallene empusa auf einem etwas älteren Stadium als Fig. 409 *A*. Die ventralen Einsenkungen (*e*) sind bereits geschlossen (nach Morgan).

bg Bauchnervenstrang mit der Fasersubstanz an der Dorsalseite, *coe* Mesodermhöhle der Extremität, *d* Dotter, *di* Entoderm(Darm)divertikel der Extremität, *e* die zum Schluss gelangte Ectodermeinstülpung, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *p* Gangbeinpaar.

oder Schnabel, wie es scheint, als eine unpaare Vorwulstung des Körpers entstanden. Er trägt an seiner Spitze den Mund. Am Hinterende des Körpers tritt in Form eines kleinen Zipfels das rudimentäre Abdomen auf, an dessen Ende die Afteröffnung gebildet wird.

Von der Ausbildung der inneren Organe ist zunächst diejenige des Mitteldarmes zu erwähnen. Das Entoderm hat sich zu einem die Dottermasse umgebenden Epithel angeordnet (Fig. 410 *ent*) und von hier aus erstrecken sich schon frühzeitig Divertikel, welche ebenfalls mit Dotter erfüllt sind, in die Extremitäten (*di*). Das sind die Blindsäcke des Darmes, welche auch bei der Larve (Fig. 414 *A*) und beim ausgebildeten Thier bis tief in die Extremitäten hineinreichen. Diese Verhältnisse erinnern an diejenigen von Chelifer, bei welcher Form sich ebenfalls der Dotter weit in die Extremitäten hinein erstreckt (pag. 561 und Fig. 358). Aehnliches ist auch bei den Milben der Fall und nach Locy

sollen bei den Embryonen der Spinnen (so bei Agalena) Entodermdivertikel bis in die Extremitäten vordringen. Bekanntlich bewahren bei den Pantopoden, deren Rumpf gegenüber dem Umfang der Beine sehr stark zurücktritt, die Darmäste zeitlebens ihre Lagerung in den Beinen. Die letzteren enthalten beim ausgebildeten Thier ausserdem die Genitalorgane und so ist es erklärlich, dass schon früh zwischen Ectoderm und Entoderm ein Fortsatz des Mesoderms in die Extremitätenanlage eindringt. An der Basis jeder derselben liegt nach Morgan eine vom mesodermalen Epithel umgrenzte Höhle und von hier aus erstreckt sich der Mesodermfortsatz in die Extremität (Fig. 410 *mes*). Morgan spricht direct von einer Leibeshöhle der Extremitäten. Wir haben also hier jedenfalls die Ursegmente vor uns und die Gesammtheit derselben stellt die beiden bereits segmentirten Mesodermstreifen vor. Diese letzteren, die Anlage der Ganglienkette und die Extremitäten zu beiden Seiten formiren auch hier den Keimstreifen (Fig. 408), obwohl derselbe gegenüber dem geringen Umfang des ganzen Eies bedeutend zurücktritt. Da diese Gebilde an dem verstärkten Theil des Blastoderms zur Ausbildung kommen, so ist die Gegend, unter welcher sich das Mesoderm ausbreitete, als die Anlage des Keimstreifens zu betrachten, so dass in dieser Beziehung die Pantopoden mit den übrigen Arthropoden übereinstimmen, worauf schon früher hingewiesen wurde.

Bestätigt sich das Auftreten von Ursegmenten und ihr Eindringen in die Extremitäten, so wäre damit eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Arachniden gegeben. Freilich zeigt auch Peripatus sowie manche Insecten ein entsprechendes Verhalten, doch vermögen wir hierauf sowie auf die von Morgan besonders betonte Aehnlichkeit in der Bildung der „Ventralorgane“ nicht so viel Gewicht zu legen. Die Querschnitte der Embryonen, welche Morgan von Pallene und Hoek von Nymphon abbilden, lassen eine gewisse Aehnlichkeit mit denjenigen von Spinnenembryonen nicht verkennen.

Die weitere Umbildung des Mesoderms, die Beziehungen desselben zur definitiven Leibeshöhle und die Bildung des Herzens sind noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt Das Herz tritt in der dorsalen Mittellinie auf, wenn das Mesoderm bereits durch Abgabe von Zellen Veranlassung zur Bildung einer Menge Schizocoel-artiger Hohlräume gegeben hat. Es wäre von Interesse, noch Genaueres über die Betheiligung der Ursegmente an diesen Vorgängen (der weiteren Differenzirung des Mesoderms und der Bildung des Herzens) zu erfahren.

Das Mesodermgewebe mit seinen Hohlräumen nimmt an Umfang zu, wenn sich die Masse des Dotters verringert. Letzterer wird von dem umgebenden entodermalen Epithel resorbirt. Dotterzellen scheinen dabei keine besondere Rolle zu spielen oder sogar ganz zu fehlen. Mit dem Mitteldarm setzt sich das Stomodäum in Verbindung, welches Morgan von jener schon sehr früh auftretenden, mehrfach erwähnten Einstülpung herleitet. Das Proctodäum bildet sich erst sehr spät, wenn das siebente Extremitätenpaar und wohl auch das Abdomen auftritt, da ja der After am Ende des letzteren liegt.

3. Die Larvenform und ihre Umwandlung in das ausgebildete Thier.

Die Larven. Die meisten Pantopoden entwickeln sich mittelst Metamorphose. Ihre Larven weisen gewöhnlich drei Extremitätenpaare auf, doch verlassen einige in höherer Ausbildung das Ei; so besitzen die

jungen Pallenen beim Ausschlüpfen bereits sämmtliche Extremitäten und auch einige Arten der Gattung Nymphon erreichen schon im Ei diese höhere Entwicklungsstufe. Die verschiedenen Arten der letztgenannten Gattung differiren übrigens in dieser Beziehung, da die Larven einiger beim Ausschlüpfen nur vier oder fünf Extremitätenpaare aufweisen (Hoek).

Die vielen Pantopodenlarven, welche beschrieben worden sind, weichen nur wenig von einander ab und lassen sich leicht auf die erste mit drei

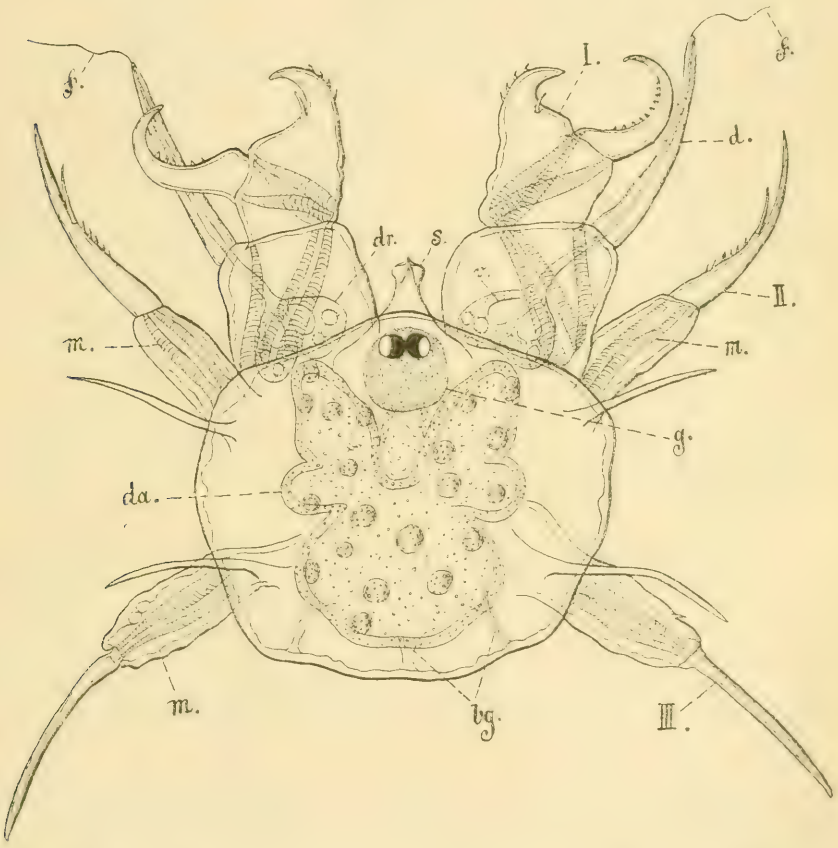


Fig. 411. Larve von Achelia laevis, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen (nach Dohrn).

I—III Extremitäten, *bg* Bindegewebsstränge, *d* Dorn an Extremität *I* mit Drüse (*dr*), *da* Darm, *f* Faden des Drüsensekretes, *g* Gehirn (darüber die Augen), *m* Muskeln, *s* Schnabel, *v* Vacuole in der Drüse.

Extremitätenpaaren versehene Larvenform zurückführen. Diese zuerst von Dohrn genauer studirte Larve zeigt einen gedrungenen Körperbau (Fig. 411). Ihre Gestalt ist gewöhnlich beinahe quadratisch oder auch rundlich, selten länglich oder oval. Der Körper ist äusserlich nicht segmentirt, obwohl er drei Paare von Extremitäten trägt: in dieser Beziehung zeigt die Larve also eine gewisse Uebereinstimmung mit dem

Nauplius der Crustaceen. Mit diesem wurde sie auch verglichen, doch ist die Uebereinstimmung nur sehr äusserlicher Natur.

Wie erwähnt, ist die Larve mit drei Paar Gliedmaassen ausgerüstet. Das vorderste derselben ist dreigliedrig und mit einer Scheere versehen. An ihrem Basalglied besitzt die vordere Extremität einen beweglich eingelenkten Dorn (Fig. 411 *d*), welcher bei anderen Gattungen eine bedeutend grössere Länge erreicht, als dies bei der in der Figur dargestellten Larve von Achelia der Fall ist. Diese Einrichtung verleiht der Extremität eine gewisse Aehnlichkeit mit den zweiästigen Gliedmaassen der Crustaceen, obwohl wir darauf nicht zu grosses Gewicht legen wollen. Ein ziemlich umfangreicher Dorn, welcher sich mit demjenigen der ersten Extremität vergleichen liesse, kommt auch an den beiden folgenden Gliedmaassen vor (Fig. 411). Am ersten Gliedmaassenpaar zeigt derselbe aber eine ganz besondere Einrichtung, indem eine Drüse an seiner Spitze ausmündet (*dr*). Die feinen Fäden, welche durch diese Vorrichtung produzirt werden können, dienen zur Fixirung der Larve, wie Hoek an solchen Larven beobachtete, welche sich nach dem Verlassen der Eihülle und vollzogener erster Häutung an den Eierträgern des Männchens befestigten. Das zweite und dritte Gliedmaassenpaar besitzt nur Krallen (Fig. 411 II und III). Sämmtliche Extremitäten, besonders aber die ersten, sind sehr muskulös. Während die ersten zum Fixiren und besonders zum Zufassen benützt werden, dienen die beiden hinteren Paare zum Kriechen und Klettern. Die Larven leben zwischen Algen, Hydroiden u. dergl.

Von der äusseren Organisation der Larve ist noch der Schnabel zu erwähnen, welcher als kegelförmiges Gebilde ventral zwischen der Basis der beiden vorderen Extremitäten entspringt (Fig. 411 *s*). An seiner Spitze liegt die Mundöffnung.

Es scheint, als ob der Schnabel durch eine Vorwulstung des Ectoderms in der Umgebung des Stomodaeums entstanden sei, obwohl man auch geneigt war, ihn durch Verschmelzung der Oberlippe mit einem Extremitätenpaar entstehen zu lassen (Adlerz). Ob eine Vergleichung des Schnabels mit dem provisorischen Rüssel des Chelifer berechtigt ist, lässt sich bei der geringen Kenntniss, welche man von dem letzteren Organ hat, nicht entscheiden. Unwillkürlich wird man jedenfalls durch den Pantopodenschnabel an dieses Organ erinnert.

Der Darm zeigt bereits Aussackungen, von denen das vordere Paar sich in die Basis der ersten Extremitäten hinein zu erstrecken beginnt (Fig. 411). Vom Darm ziehen Bindegewebsstränge zur Körperwand. Der After scheint noch nicht vorhanden zu sein (Dohrn) und tritt wohl erst später mit der Anlage des Abdomens auf (Fig. 413 *B*).

Das Nervensystem der Larve besteht aus dem oberen Schlundganglion und nur zwei Ganglienpaaren an der Bauchseite. Dicht über dem oberen Schlundganglion liegen die beiden sich eng berührenden Augen (Fig 411). Die Entstehungsweise der letzteren ist von besonderem Interesse, weil sie Anknüpfungspunkte an die Verhältnisse der Arachniden darzubieten scheint.

Wie das Nervensystem, so erreichen auch die Augen erst während der Metamorphose ihre völlige Ausbildung. Zu den beiden Augen der früheren Stadien kommt später noch ein weiteres Paar hinzu. Um ihre Entwicklungsweise verständlich zu machen, muss der bisher nur sehr

unvollkommen bekannte Bau der Pantopodenaugen mit einigen Worten berührt werden. Dieselben bestehen ähnlich den Spinnenaugen aus einer Cornealinse, der darunter gelegenen Hypodermis-(Glaskörper-)schicht, einer dicken Lage von Retinazellen und dahinter gelegener Pigmentzellenschicht. In der Retina liegen die Zellkerne vor den Stäbchen; diese gehören also dem hinteren Theil der Zelle an, und stossen demnach direct an die Pigmentschicht (Fig. 412 *st*). Die Nervenfasern verbinden sich aber mit den äusseren Enden der Sehzellen, so dass also hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie bei den hinteren Mittelaugen und Seitenaugen der Spinnen obwalten (vgl. pag. 593, Fig. 376). Dieses letztere Verhalten schien bereits aus den von Hoek gegebenen Darstellungen hervorzugehen, wurde aber erst neuerdings durch Morgan fester begründet (No. 12).

Wie der Bau des ausgebildeten Auges, so lassen auch die Entwicklungsstadien eine grosse Uebereinstimmung mit den Augen der Arachniden erkennen. Eine Vergleichung der Fig. 412 mit den Entwicklungsstadien der Augen von Scorpionen und Spinnen Fig. 352, pag. 548 und Fig. 377, pag. 594 thut dies ohne Weiteres dar. Diese Figur ist wahrscheinlich so zu deuten, dass eine Einstülpung stattfand und diese nach einer Seite hin sich unter der Hypodermis ausbreitete. So entsteht die Retina und die Pigmentschicht, sowie aus der darüber liegenden Hypodermis die Glaskörperschicht, welche nach aussen die Linse abscheidet. Es findet also bei der Bildung der Augen eine Inversion statt und die Innervirung der Augen von vornher würde auf dieselbe Weise zu erklären sein, wie bei den Augen der Spinnen.

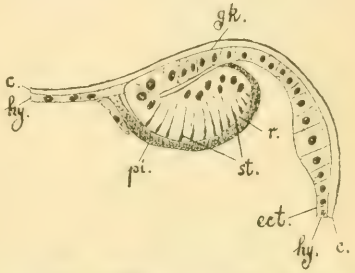


Fig. 412. Längsschnitt durch eines der hinteren Augen der Larve von Tanystylum (nach Morgan).

c Cuticula, *ect* Ectoderm (Hypodermis), *gk* Glaskörper, *hy* Hypodermis, *pi* Pigmentschicht, *r* Retina, *st* Stäbchen.

Frühere Entwicklungsstadien der Augen lassen übrigens eine Einstülpung nicht so deutlich erkennen, wie dies bei den Augen der Spinnen der Fall ist. Es liegen die verschiedenen Lagen von Zellen ziemlich dicht aneinander und Morgan nimmt an, dass nicht eine eigentliche (totale) Invagination stattfindet, sondern von der Einwucherungsstelle her immer neue Zellen dem Auge hinzugefügt werden und so schliesslich die Bildung der gleichen Schichten zu Stande kommt (Fig. 412), wie sie das Arachnidenauge besitzt. Einer Verdickung der Hypodermis, welche seitlich von den Augen auftritt, liegt vielleicht die Lieferung neuen Zellenmaterials ob. Sie erinnert an die Hypodermisverdickungen, welche neben den Augen der Crustaceen und des Limulus gefunden werden (pag. 367 und 526).

Die Entwicklung und der Bau der Pantopodenaugen weist durchaus auf eine Vergleichung mit den Arachnidenaugen hin. Morgan's Angabe, dass die Stäbchen durch Verschmelzung der Stäbchen zweier benachbarten Zellen entstehen, lässt die Uebereinstimmung noch auffälliger erscheinen und führt uns bezüglich der Pantopodenaugen zu derselben Auffassung, welche wir für die Augen der Arachniden aufstellten, nämlich zu einer Herleitung dieser

scheinbar einfachen von zusammengesetzten Augen. Freilich ist unsere Kenntniss von den Pantopodenaugen noch eine zu geringe, um weiter gehende Schlüsse zu gestatten, ja Morgan vertritt sogar eine ganz entgegengesetzte Auffassung, indem er die jedenfalls vorhandene Inversion dieser Augen durch Verkümmerung des hinteren Theiles einer Augeneinstülpung und bessere Entwicklung der vorderen Parthien erklärt. Er leitet auf diese Weise die invertirten Pantopodenaugen von solchen einfachen Augen (Ocellen) ab, wie sie die Insecten besitzen, wofür ihm besonders eine gewisse bilaterale Gestaltung der Pantopodenaugen maassgebend ist. Derjenige Entwicklungsmodus aber, wie er in der Ontogenie auftritt, d. h. das Vorwachsen der Einstülpung nach einer Seite hin, stellt nur einen caenogenetischen Vorgang dar und dient zu rascherer Erreichung des Baues, welchen das fertige Auge jetzt besitzt. Er hat die Bedeutung einer abgekürzten Entwicklung. In Consequenz dieser Auffassung müsste man eine entsprechende Annahme auch für die Augen der Arachniden machen. Wir können hier nicht noch näher auf Morgan's Ausführungen eingehen, sondern verweisen in dieser Beziehung auf die Original-

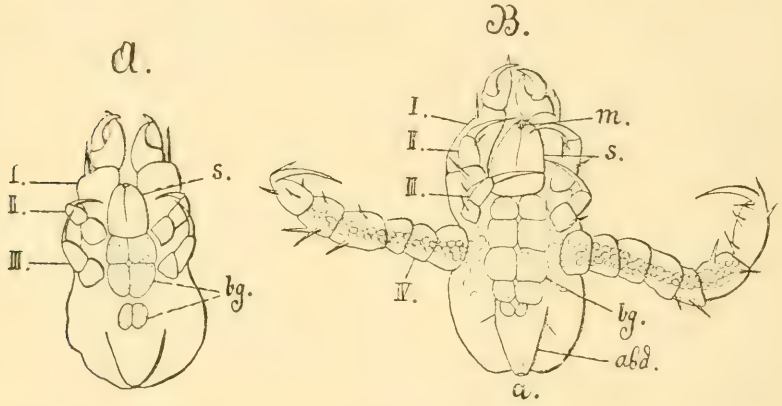


Fig. 413. *A* und *B* Larven von Tanystylum in zwei verschiedenen Stadien; von der Ventralseite gesehen (nach Morgan).

a After, *abd* Abdomen, *bg* Bauchganglienkette, *m* Mund, *s* Schnabel, *I—IV* Extremitäten I—IV.

abhandlung, sowohl wie auf unsere pag. 597 ff. dargelegte Auffassung der Arachnidenaugen. Dagegen muss noch bemerkt werden, dass die neuerdings von Claus (No. 2) für die Entstehung des Medianauges der Crustaceen gegebene Darstellung unwillkürlich an die Verhältnisse der Pantopodenaugen erinnert. Nach Claus sollen die Medianaugen der Crustaceen durch Inversion entstehen und scheinen eine ganz ähnliche Anordnung der Elemente zu besitzen, wie sie für die Pantopodenaugen beschrieben wird. Die Stäbchen liegen nach innen zu, gegen den Pigmentbecher des Auges gerichtet, während die Nervenfasern von der entgegengesetzten Seite, wo auch der Kern der Retinazellen liegt, an diese herantreten.

Die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier besteht vor Allem in der Bildung neuer Körperabschnitte am hinteren Theil des Körpers. Die vorhandenen Extremitäten gehen entweder direct in das fertige Thier über und unterliegen dann nur einem stärkeren Wachsthum, sowie einer weiteren Ausbildung, oder einzelne von ihnen, gewöhnlich

die zweite oder dritte, in manchen Fällen auch beide, ja sogar alle drei Extremitäten gelangen zur Rückbildung, und an derselben Stelle sprossen dann die definitiven Gliedmaassen hervor (Dohrn, Hoek), soweit sie dem ausgebildeten Thier überhaupt zukommen. Bei Pallene fehlt das zweite Paar und scheint überhaupt nicht angelegt zu werden, während bei Tanystylum das erste Paar nicht vorhanden ist, in der Ontogenie aber als wohlentwickelte scheerentragende Extremität auftritt (Fig. 413 *A* und *B*) und erst in den späteren Larvenstadien allmählich zur Rückbildung gelangt (Morgan). Die Lage der rückgebildeten Extremitätenpaare *II* und *III* wird durch das Auftreten der als Excretionsorgane gedeuteten Drüsen (Coxaldrüsen?) mit ihren Ausmündungen an dieser Stelle bezeichnet. Der röhrenförmige Stachel der ersten Extremität, durch welchen die oben beschriebene Drüse ausmündet, wird bei einer der Häutungen abgeworfen und macht einem gewöhnlichen Dorn Platz. Diese Vorrichtung hat also die Bedeutung eines Larvenorganes.

Fig. 414. *A* und *B* Larve von Nymphon brevicollum bald nach dem Ausschlüpfen. Dorsal- und Ventralansicht (nach Hoek).

I—V die fünf vorderen Extremitäten, *bg* Bauchganglienkette, *d* Dottermasse, *di* Divertikel des stark mit Dotter angefüllten Mitteldarmes in den Gliedmaassen, *g* Gehirn, *s* Schnabel.

Die erste Andeutung der Bildung neuer Segmente am Körper besteht nach Dohrn in einer paarigen Aussackung des Darmes hinter der letzten Larvenextremität, woran sich eine Ausbuchtung der Körperwand anschliesst. Gleichzeitig erfolgt in der hinteren Parthie der Ventralfläche eine Verdickung des Ectoderms, die Anlage eines neuen Ganglienpaares. Die Hypodermis beginnt am hinteren Körpertheil runzlig zu werden und hebt sich von der schon neugebildeten unteren Hypodermisschicht ab. Nunmehr häutet sich die Larve, und nach vollzogener Häutung erkennt man, dass an jener Aussackung der Körperwand, in welche sich ein Darmdivertikel fortsetzt, eine Kralle aufgetreten ist. Damit giebt sich das Gebilde als eine neue Extremität zu erkennen, die sich bald weiter ausbildet und gliedert (Fig. 413 *A* und *B*). In entsprechender Weise erfolgt die Bildung der übrigen Extremitäten. Erst bei dieser weiteren Zunahme des Körpers an Länge betheiligen sich auch die drei vorderen Extremitätenpaare an der Umwandlung (Dohrn). Als eine sackförmige, nach hinten gerichtete Ausbuchtung entsteht das kurze Abdomen, an welchem der After auftritt (Fig. 413 *B*).

Die besprochenen Umwandlungen der sechsbeinigen Larve erfolgen bei einigen Formen, wie schon erwähnt, bereits innerhalb der Eihülle,

so dass z. B. die Larven von Nymphon brevicollum mit fünf Gliedmaassenpaaren versehen die Eihülle verlassen (Fig. 414 *A* und *B*). Ein weiteres Extremitätenpaar ist schon in der Anlage vorhanden. Die übrige Organisation dieser Larven, besonders die Gestaltung der Extremitäten mit den tief in sie hineinragenden Mitteldarmdivertikeln und diejenige des Nervensystems ergiebt sich ohne Weiteres aus der Betrachtung der beiden Figuren 414 *A* und *B*. Die Jungen von Nymphon brevicaudatum verlassen wahrscheinlich im Besitz sämmtlicher Extremitäten das Ei (Hoek) und ebenso verhalten sich die Angehörigen der Gattung Pallene (Dohrn, Morgan).

Während der Metamorphose wird die Anlage der Genitalorgane erkennbar, welche sich bei der sechsbeinigen Larve noch nicht nachweisen lässt. Bei der mit vier Beinpaaren versehenen Larve (Fig. 413 *B*) liegt dorsal vom Darm in der Mittellinie, ungefähr in der Gegend der Extremität *IV* (des ersten Gangbeinpaares), eine compakte Zellenanhäufung, die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen. Sie spaltet sich später an ihrem Vorderende in zwei Schenkel, welche gegen die Basis der ersten Gangbeine hinwachsen. Dieser Vorgang wiederholt sich sodann am hinteren Theil der Keimdrüse und so kommen die in die Extremitäten hineinwachsenden Genitalschläuche zu Stande. Dorsal von der Genitalanlage und demnach direct unter der Körperdecke gelegen, hat sich im vorderen Theil des Körpers ebenfalls aus Mesodermzellen die weite schlauchförmige Anlage des Herzens gebildet.

Das Verhalten von Pallene und Nymphon legt die Frage nahe, welcher Entwicklungsmodus bei den Pantopoden als der ursprünglichere aufzufassen ist. Das Auftreten von Larvenorganen und das Abwerfen einer Larvenhaut, welches Dohrn bei Pallene beobachtete, zeigt, dass die directe Entwicklung dieser Form nur als eine Abkürzung des indirecten Entwicklungsganges aufzufassen ist und dass die letztere als das ursprünglichere Verhalten erscheint. Infolge der vollkommeneren Ausbildung der Embryonen im Ei, muss dem letzteren ein reicheres Nährmaterial zugetheilt werden. Der grössere Dottergehalt der Eier von Pallene und Nymphon würde unter diesen Umständen als eine später erworbene Einrichtung erscheinen und es scheint sodann zweifelhaft, ob man den ersten Entwicklungsvorgängen dieser Eier den Charakter wirklicher Ursprünglichkeit zuschreiben darf, obwohl man dazu wegen der grösseren Uebereinstimmung mit der Entwicklung anderer Arthropoden an und für sich geneigt wäre.

Der Entwicklungsgang von Phoxichilidium weicht von demjenigen der übrigen Pantopoden insofern ab, als die Form der Larve eine ziemlich starke Rückbildung erfährt, ehe sie in das ausgebildete Thier übergeht. Dies hängt mit ihrer parasitischen Lebensweise zusammen.

Beim Verlassen des Eies besitzt die Larve des Phoxichilidium im Ganzen die Organisation der gewöhnlichen sechsfüssigen Pantopodenlarve, zeichnet sich aber vor dieser dadurch aus, dass die Krallen der beiden hinteren Gliedmaassenpaare sehr stark verlängert sind und lange Geisseln bilden (Fig. 415 *A*), die sich rankenartig aufwinden können. Diese Ranken, welche noch weit länger werden können, als dies die Figur erkennen lässt (so z. B. nach Hoek bei Phoxichilidium femoratum), werden möglicher Weise um die Köpfchen von Hydroidpolypen herumgewunden, wenn sich die Larve an diesen befestigen will. Hydroiden dienen nämlich der Larve als Wirthe (z. B. Hydractinia, Podocoryne, Tubularia, Plumularia u. a.). Dohrn

nimmt an, dass die Larven, nachdem sie sich mit Hilfe der Ranken am Hydroidpolypen fixirt und dann bei der Häutung die beiden hinteren rankentragenden Gliedmaassenpaare abgeworfen haben, durch die Mundöffnung in den Gastralraum der Polypen gelangen. In diesem finden sie sich jedenfalls später vor und durchlaufen hier die folgenden Entwicklungsstadien.

Die Rankenbildung scheint nicht allen Phoxichilidien zuzukommen, denn R. von Lendenfeld beschreibt die Larve von Phoxichilidium plumulariae, welche keine nennenswerthe Unterschiede von der gewöhn-

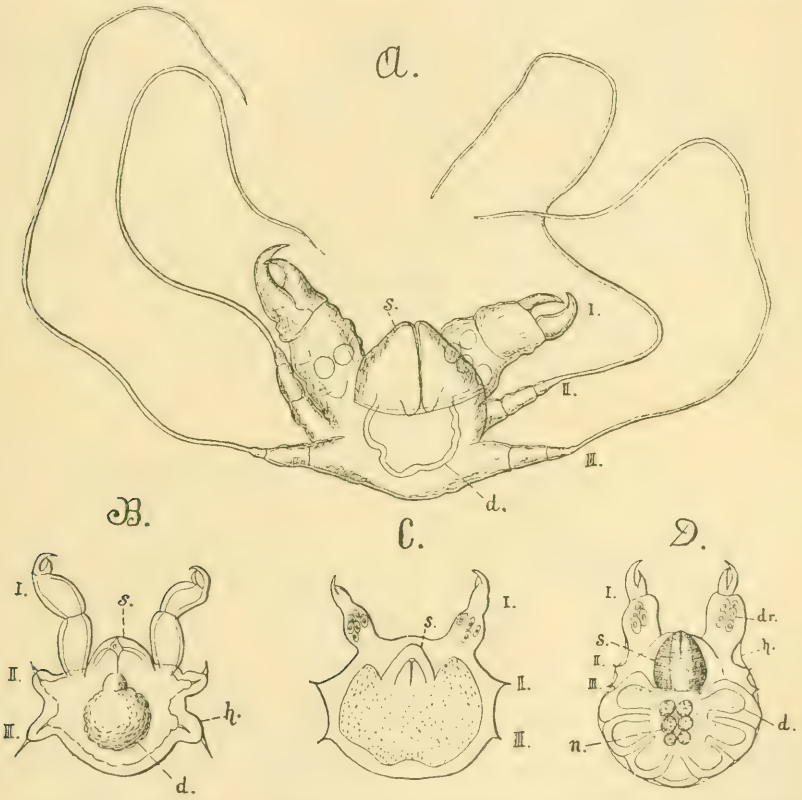


Fig. 415. *A—D* verschiedene Larvenstadien von Phoxichilidium (nach Dohrn, Semper und Adlerz).

A freie Larve mit den Ranken an den beiden hinteren Extremitäten (*II* u. *III*), *B—D* Larvenstadien aus Hydroidpolypen. (*A* ist stärker vergrössert als die übrigen Figuren.)

I—III Extremitäten, *d* Darm, bezw. Divertikel desselben, *dr* Drüsen der Extremität *I*, *h* Larvenhaut, in der Ablösung begriffen, *n* Bauchganglienkette, *s* Schnabel.

lichen Pantopodenlarve besitzt. Diese Larve unterscheidet sich auch durch die Lebensweise von anderen Phoxichilidien, indem sie nicht in das Innere der Polypen eindringt, sondern sich nur mit Hilfe ihrer Scheeren am Polypen festheftet und ihren Schnabel am Grunde eines Köpfchens in den Körper des Polypen einsenkt. In dieser Stellung verbleibt die Larve bis sie hei-

nahe die Gestaltung des fertigen Thieres erreicht hat. Aus v. Lendenfeld's Darstellung dürfen wir wohl entnehmen, dass die weitere Entwicklung der von ihm aufgefundenen Formen in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Phoxichilidien verläuft, denn auch er spricht von einem zweibeinigen Stadium.

Es wurde bereits erwähnt, dass die Larven bei der Häutung die Ranken mit den Extremitäten abwerfen (Semper, Dohrn). Die Larven machen mehrere Häutungen durch (Fig. 415 *B*), wobei die Extremitäten *II* und *III* völlig zurücktreten (Semper), doch bleiben nach Adlerz noch Reste der beiden hinteren Gliedmaassenpaare erhalten (Fig. 415 *C* und *D*) und an deren Stelle entstehen später die Extremitäten *II* und *III* des ausgebildeten Thieres. Die oft zu mehreren Exemplaren in einem Polypen vorkommenden Larven bieten in diesem ersten Stadium mit ihren stark überwiegenden vorderen Extremitäten einen eigenthümlichen Anblick dar (Fig. 415). Auf den folgenden Stadien sieht man die Extremitäten (auch nach den Abbildungen von Adlerz) noch mehr zurücktreten, doch beginnen sich mit den Aussackungen des Darmes die hinteren Segmente anzulegen (Fig. 415 *D*). Die betreffenden Ganglienpaare kommen zur Ausbildung, und bald treten dann auch die Ausbuchtungen der Körperwand auf, welche die Extremitäten liefern (Semper, Adlerz). Die hierbei sich vollziehenden Vorgänge scheinen im Ganzen ähnlicher Natur zu sein, wie die schon früher geschilderten. Wenn drei Gangbeinpaare gebildet sind und das vierte in der Anlage vorhanden ist, verlässt das junge Thier die Hydroidpolypen und führt fortan ein freies Leben.

4. Allgemeines.

Wie viel auch bereits über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pantopoden geschrieben worden ist, so unklar sind dieselben doch bisher geblieben. Leider zeigt sich auch die Entwicklungsgeschichte, insoweit sie bisher bekannt wurde, wenig geeignet, diese Verhältnisse zu klären. Wenn man die Pantopoden zu anderen Abtheilungen des Thierreiches in Beziehung setzte, so dachte man hauptsächlich an die Crustaceen und Arachniden. Für den Vergleich mit den ersteren war vor allem die Form der Larve maassgebend; bei der Zusammenstellung mit den letzteren kam mehr die Gestaltung des ausgebildeten Thieres in Betracht. Es ist nicht zu leugnen, dass im ganzen Habitus der Pantopoden noch am ehesten eine gewisse Aehnlichkeit mit den Spinnen vorhanden ist. Bei einer näheren Vergleichung tritt aber sofort die Schwierigkeit hervor, dass die Pantopoden ein Gliedmaassenpaar mehr als die Arachniden besitzen. Diese Schwierigkeit hat man so zu umgehen gesucht, dass man die beiden ersten Extremitätenpaare der Pantopoden (Fig. 416 *1* und *2*) den Cheliceren und Pedipalpen der Arachniden gleichsetzt, und die Gliedmaassen *III—VI* den Gangbeinen derselben verglich (Fig. 416 *3—6*). So würden also die „Eierträger" (Fig. 416 *3*) dem ersten Fusspaare der Arachniden entsprechen und die noch übrig bleibende Extremität *VII* würde dem ersten Abdominalbeinpaar derselben homolog sein. Wenn man sieht, dass z. B. bei den Insecten ein Abdominalsegment vom Hinterleib abgegliedert werden und in engste Beziehung zum Thorax treten kann, so liesse sich eine solche Auffassung schon vertheidigen. Die Vertreter dieser Auffassung meinen, dass die Hinzuziehung eines neuen Beinpaares zur Vermittelung der Ortsbewegung durch

die Verwendung der dritten Extremität für das Geschäft der Brutpflege bedingt sei. Nach dieser Auffassung würden die vier Gangbeinpaare der Pantopoden nicht denjenigen der Arachniden homolog sein. Man hat aber auch die Möglichkeit erwogen, dass dies dennoch der Fall sei und musste dann den Ausfall einer vorderen Extremität bei den Spinnen annehmen. Es wurde schon früher (pag. 636) darauf hingewiesen, dass man im Rostrum der Arachniden ein Extremitätenpaar vermuthete.

Bei der weiteren Homologisirung führt auch die letztere Annahme zu gewissen Schwierigkeiten bezüglich der Lagerung der betr. Extremitäten. Ein genaueres Eingehen auf die verschiedenen, noch kaum genügend begründeten Ansichten würde hier viel zu weit führen, doch muss noch erwähnt werden, dass von anderer Seite die Eierträger nicht als selbstständige Extremität, sondern als zu Extremität II gehörig angesehen wurden. Schimkewitsch, welcher diese Auffassung vertritt (No. 14 und 15) stützte sich bei Vertheidigung derselben auf die Thatsache der Zweiästigkeit der Anlagen der

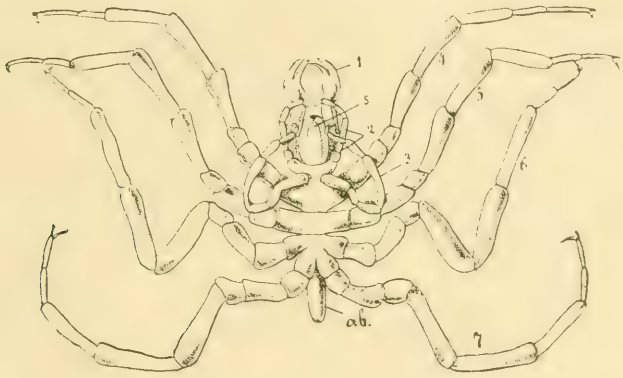


Fig. 416. Männchen von Nymphon hispidum von der Bauchseite gesehen. Die Borsten sind weggelassen (nach Hoek, aus Lang's Lehrbuch).
1—7 Extremitäten, *ab* Abdomen, *s* Schnabel.

Pedipalpen bei den Embryonen der Spinnen (pag. 582 und 636). Jeder der beiden Aeste soll eine Extremität entstehen lassen. Diese Annahme wird durch die Entwicklungsgeschichte nicht gestützt, da bei den Pantopodenlarven die Extremitäten II und III völlig gesondert bestehen. Ebensowenig scheint die Auffassung in der Entwicklungsgeschichte begründet zu sein, wonach der dreitheilige Schnabel der Pantopoden durch Verschmelzung eines Extremitätenpaares und einer (unpaaren) Oberlippe entsteht. Dann würde noch ein weiteres Extremitätenpaar hinzukommen, denn dass jene paarigen Stücke nur Theile einer Extremität sein sollten, kann man nicht annehmen. Uebrigens hat man ja auch bei den Spinnen an das Ausfallen zweier Extremitätenpaare gedacht (Croneberg, pag. 636). Aus der Entwicklungsgeschichte der Pantopoden scheint hervorzugehen, dass der Schnabel, wie es Dohrn annimmt, nur einen vorgestülpten Theil des Stomodaeums darstellt. Die Zahl der Ganglien entspricht derjenigen der Extremitäten, allerdings findet Adlerz (beim ausgebildeten Thier) ausser den Ganglien der Extremitäten II und III noch ein weiteres Paar, welches die paarigen Theile des Schnabels innervirt. Ein endgiltiges Urtheil über diese Verhältnisse wird sich erst gewinnen lassen, wenn sie entwicklungsgeschichtlich genügend festgestellt sein werden.

Die Extremität I wird vom Gehirn aus innervirt, während die Extremitäten II und III ihre Nerven vom ersten und zweiten Bauchganglion empfangen. Hier würde es nöthig sein, mit Sicherheit festzustellen, ob sich ein ursprünglich postorales Ganglion mit dem Gehirn vereinigt, wie dies bei den Crustaceen und Arachniden der Fall ist. Findet ein solcher Vorgang nicht statt, so müsste man die bei den Arachniden verloren gegangene Extremität für die Extremität I der Pantopoden halten und ihr Homologon in den vermeintlichen Rostralextremitäten der Arachniden suchen. Freilich will es nicht recht einleuchten, dass die scheerentragenden ersten Gliedmaassen echte Antennen sein sollen und nicht vielmehr den Cheliceren der Arachniden zu vergleichen sind.

Auf verschiedene Aehnlichkeiten in der Entwicklung der Pantopoden mit den Entwicklungsvorgängen bei den Arachniden wurde bereits mehrmals hingewiesen, doch scheinen uns dieselben nicht genügend, um daraus weitere Folgerungen für die verwandtschaftlichen Beziehungen beider Gruppen ziehen zu können. Neuerdings hat sich Morgan, hauptsächlich auf seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen fussend, wieder mehr für die Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachniden ausgesprochen. Es scheint uns, dass auf diese Stellungnahme der Bau der Pantopodenaugen von ziemlichem Einfluss war; nun hat aber neuerdings Claus gezeigt (pag. 367 u. 639), dass auch die Medianaugen der Crustaceen durch Inversion entstehen und allem Anschein nach eine ähnliche Lagerung ihrer Bestandtheile aufweisen, wie sie die Augen der Pantopoden besitzen (No. 2), so dass durch diesen Charakter der Pantopoden möglicher Weise ebensowohl eine Annäherung an die Crustaceen als an die Arachniden gegeben sein könnte.

Bei der Annahme des Ausfalls einer vorderen Extremität ist man genöthigt, den Zusammenhang der Pantopoden mit den Arachniden in frühere Zeit zu verlegen, ehe diese aus Formen hervorgingen, welche den Xiphosuren nahe standen, denn mit diesen stimmen die Arachniden in weit mehr Punkten zusammen, als mit den Pantopoden. Wenn die Vereinigung in so weit zurückliegende Zeit verlegt werden muss, verlieren die wenigen Vergleichspunkte mit den Arachniden aber wieder an Bedeutung, da sie sich hauptsächlich auf die schon höher entwickelten Arachniden, nicht auf deren niedere Formen beziehen. Die Pantopoden aber von den Arachniden direct abzuleiten, scheint unthunlich. Dazu haben diese letzteren schon eine allzu hohe Organisationsstufe erreicht.

Wenn die Pantopoden mit den Arachniden oder anderen gegliederten Formen in Verbindung standen, so haben sie sich doch in ihrer ganzen Organisation sehr weit von diesen entfernt und eine bedeutende Specialisirung ihres Baues angenommen. Das bedeutende Uebergewicht, welches die Extremitäten gegenüber dem Rumpf erhielten und das fast gänzliche Zurücktreten des letzteren (Fig. 416) bedingt die Verlagerung der inneren Organe in die Gliedmaassen. So treten zumal die Darmdivertikel und die Geschlechtsorgane in diese hinein. Die Ausmündung der Genitalorgane an dem zweiten Gliede der Extremitäten ist wahrscheinlich eine Folge dieses Verhaltens und daher als ein secundärer Charakter anzusehen. In dem Falle, wenn sich die Geschlechtsöffnungen nicht an mehreren, sondern nur an den Extremitäten *VII* finden wie bei Pycnogonum, könnte man geneigt sein, dieses Verhalten auf dasjenige des Limulus und der Arachniden zu beziehen, bei denen die Geschlechtsöffnungen am ersten Abdominalsegment liegen, und es für ursprünglich

zu halten; doch liegen für eine solche Annahme keine zwingenden Gründe vor.

Das Zurücktreten des Rumpfes gegen die Extremitäten wird noch auffälliger durch die starke Reduction, welche das Abdomen erfahren hat. Dasselbe stellt nur einen kurzen, stummelförmigen Anhang des Körpers dar (Fig. 416), doch beweist das Vorhandensein zweier Ganglienpaare im Hinterleib (Dohrn), dass derselbe ursprünglich aus mehr Segmenten bestand. Bei Ammothea und Zetes lässt denn auch das Abdomen äusserlich eine Zweitheilung erkennen, und bei einigen anderen Pantopoden sollen sogar noch mehrere (drei bis sieben) Segmente nachweisbar sein (Hoek, No. 7, pag. 453 und 454).

Sollten die Pantopoden mit der Wurzel des Arachnidenstammes zusammenhängen, so würden sich hierdurch gewisse verwandtschaftliche Beziehungen zu den Crustaceen ergeben. Letztere erscheinen uns jedoch ihrer Natur nach zu ferne, als dass wir Beziehungen zwischen der Pantopodenlarve und dem Nauplius annehmen könnten. Diejenigen neueren Beobachter, welche sich am eingehendsten mit der Pantopodenentwicklung beschäftigt haben, vermögen keine engeren Beziehungen zwischen der Pantopodenlarve und dem Nauplius aufzufinden. Hoek fasst die Larve als das Abbild einer ursprünglichen Stammform auf, in ähnlicher Weise, wie man dies mit dem Nauplius gethan hat. Dohrn sieht die Pantopodenlarve wie den Nauplius als eine modificirte Annelidenlarve an, indem er die Pantopoden von Anneliden-ähnlichen Formen herleitet. Morgan endlich vermag sich dieser Auffassung nicht anzuschliessen, sondern betrachtet die Larve als eine secundäre Larvenform, welche sich nicht mehr auf die Annelidenlarve beziehen lässt. Uns scheint, als ob diese letztere Auffassung sich mit der von Dohrn leicht vereinigen liesse.

Die Auffassung der Larvenform steht im Zusammenhang mit derjenigen von der ganzen Organisation des ausgebildeten Thieres. Dohrn leitet die Pantopoden von den Anneliden her, ohne sie mit den Crustaceen und Arachniden in Beziehung zu setzen. Er fasst sie also als gesonderte, unabhängige Gruppe auf. Letzteres ist auch der Standpunkt von Hoek (No. 7). Morgan hingegen kehrt mehr die Beziehungen zu den Arachniden hervor. Dazu ist auch Schimkewitsch geneigt (No. 15). Er schreibt den Pantopoden die gleiche Stammform zu, welche auch den Arachniden zukommt, meint aber, dass sie sich bereits zu einer frühen Zeit nach einer anderen Richtung abgezweigt und in differenter Weise entwickelt haben. Der neueste Bearbeiter der Pantopoden, G. O. Sars (No. 13), stellt sie weder zu den Crustaceen noch Arachniden, sondern will eine eigene Classe für sie gegründet wissen. Das Resultat von alledem ist, dass man auch heute noch nicht die Stellung der Pantopoden einigermaassen sicher zu präcisiren vermag. Im Ganzen kann man sich bei dem jetzigen Stand der Kenntnisse noch am ehesten den Ausführungen von Dohrn anschliessen (No. 4). Wenn wir trotzdem die Pantopoden hinter die Arachniden einreihten und ihre möglichen Beziehungen zu diesen erörterten, so geschah ersteres mehr aus praktischen Gründen, weil man sie anderswo noch weniger passend unterbringen kann und letzteres, weil sich einige, wenn auch vorläufig noch recht schwache Anklänge an die Arachnidenentwicklung zu ergeben scheinen.

Litteratur.

Von den vielen Abhandlungen, in welchen Entwicklungsstadien (Larven) der Pantopoden beschrieben sind, können wir hier bei weitem nicht alle anführen, sondern müssen in dieser Beziehung auf die folgende Litteratur verweisen.

1. **Adlerz, G.** *Bidrag till Pantopodernas Morfologi och Utvecklings historia. Bihang till k. Svenska Vetenskap. Akad. Handlingar. 13. Bd. IV. Afd. No. 11. Stockholm 1888.*
2. **Claus, C.** *Ueber den feineren Bau des Medianauges der Crustaceen. Anz. k. k. Akad. Wiss. Wien Mai 1891. No. XII.*
3. **Dohrn, A.** *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 2. Pycnogoniden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 5. Bd. 1870.*
4. **Dohrn, A.** *Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 3. Monographie. Leipzig 1881.*
5. **Faxon, W.** *Bibliography to accompany „Selections from Embryological Monographs". Pycnogonida. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. IX. 1882. pag. 247 (enthält die älteren Litteraturangaben).*
6. **Hoek, P. P. C.** *Report on the Pycnogonida. Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology Vol. III. 1881.*
7. **Hoek, P. P. C.** *Nouvelles Études sur les Pycnogonides. Arch. Zool. exp. et gén. T. IX. Paris 1881.*
8. **Hodge, G.** *Observations on a species of Pycnogon (Phoxichilidium coccineum) with an attempt to explain the order of its development. Annals and Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. IX. 1862.*
9. **Lendenfeld, R. von.** *Die Larvenentwicklung von Phoxichilidium plumulariae. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*
10. **Morgan, T. H.** *Preliminary Note on the Embryology of the Pycnogonids. Johns Hopkins Univ. Circulars. Baltimore. Vol. IX. No. 80. 1890.*
11. **Morgan, T. H.** *The relationships of the Seaspiders. Biological lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Holl. Boston 1891.*
12. **Morgan, T. H.** *A Contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids. Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University. Baltimore. Vol. 5. 1891.*
13. **Sars, G. O.** *Pycnogonidea. Den Norske Nordhavs-Expedition 1876—78. Bd. 20. Christiania 1891.*
14. **Schimkewitsch, W.** *Étude sur l'anatomie de l'Épeire. Ann. sc. nat. 6. sér. T. 17. 1884.*
15. **Schimkewitsch, W.** *Les Arachnides et leurs affinités. Archives Slaves de Biologie T. I. Paris 1886.*
16. **Semper, C.** *Ueber Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arb. Zool. Inst. Univ. Würzburg. 1. Bd. 1874.*

XX. Capitel.

TARDIGRADEN.

Die Eier werden entweder einzeln abgelegt (Macrobiotus Hufelandi) oder zu mehreren in der abgeworfenen Haut zurückgelassen. Im ersteren Falle ist die Eihaut von kleinen Höckern dicht bedeckt und dadurch die Beobachtung sehr erschwert, im letzteren Falle ist die Eihülle glatt und durchsichtig. Verhältnissmässig günstig für das Studium scheint die von KAUFMANN beobachtete Art zu sein. Daran liess sich feststellen, dass die Furchung eine totale und äquale ist, wie auch v. SIEBOLD bereits nachgewiesen hatte. KAUFMANN verfogte die Furchung bis zur Bildung eines aus ungefähr gleich grossen Zellen zusammengesetzten „Maulbeerstadiums". Er beobachtete sodann die Abtrennung einer peripheren Zellschicht von der centralen Masse und die nunmehr erfolgende Einkrümmung des Embryos. Die concave Seite scheint der Bauchfläche zu entsprechen, denn hier kommen beiderseits die Gliedmaassen zur Anlage. Zuerst treten zwei Paar von Höckern auf, allem Anschein nach die beiden vorderen Gliedmaassenpaare, sodann folgt das dritte und vierte Paar. Beim Verlassen des Eies besitzen die jungen Thiere die volle Zahl der Extremitäten und überhaupt im Ganzen bereits die Gestaltung des Mutterthieres.

Die Angabe von SIEBOLD's (No. 4, pag. 553), dass die Emydien, mit nur drei Beinpaaren versehen, das Ei verlassen, dürfte wohl auf ein Missverstehen der Angaben DOYÈRE's (No. 1) zurückzuführen sein, welcher Forscher angiebt, dass die Extremitäten dieser Formen nicht völlig ausgebildet sind, nicht aber, dass die letzteren eines Beinpaares ganz entbehren. Ob v. SIEBOLD selbst Beobachtungen in dieser Hinsicht gemacht hat, geht aus seiner Darstellung nicht hervor. Wegen des verschiedentlich angestellten Vergleiches der Tardigraden mit den Acarinen würde dieses Verhalten von Interesse sein.

Leider sind die Angaben über die Entwicklung der Tardigraden so dürftige, dass aus ihnen für die Auffassung der ganzen Gruppe kaum ein Gewinn zu ziehen ist. Es lässt sich aus diesen Angaben nicht einmal mit Sicherheit erkennen, ob es zur Bildung eines Blastoderms und Keimstreifens kommt, obwohl eine solche als wahrscheinlich anzunehmen ist. Die Mundbewaffnung entsteht offenbar als ein

Product des Vorderdarmes, wie auch schon aus dem anatomischen Verhalten zu entnehmen ist; Mundwerkzeuge (im Sinne der Arthropoden) kommen allem Anschein nach nicht zur Anlage. Schon aus diesem Grunde lässt sich eine Anreihung der Tardigraden an die Arachniden und besonders an die Acarinen, wie sie verschiedentlich, wohl hauptsächlich im Hinblick auf Zahl der Beinpaare, vorgenommen wurde, nicht aufrecht erhalten. In Bezug auf die Zahl der Extremitäten lassen sich die Tardigraden überhaupt nicht mit einer der anderen Abtheilungen der Arthropoden in Vergleich bringen und die Gestaltung der Gliedmaassen ist eine so einfache, dass die Tardigraden auch in dieser Beziehung von allen Arthropoden abweichen. Die Gliederung des Körpers ist bei den Tardigraden dadurch eine eigenthümliche, dass das Abdomen fehlt und der After vor dem letzten Beinpaar gelegen ist. Auch die übrige Organisation der Tardigraden bietet noch verschiedene Eigenthümlichkeiten dar, welche sie von den übrigen Arthropoden scheidet; wir erwähnen z. B. die glatte Musculatur und das Fehlen besonderer Athmungsorgane, sowie eines Gefässsystems. Alle diese und noch mehrere andere Gründe (vgl. Plate, No. 3) haben dazu geführt, die Tardigraden für einen Seitenzweig des Arthropodenstammes anzusprechen, welcher sich bereits nahe der Wurzel von diesem abgespalten und in einseitiger Weise fortentwickelt hat.

Litteratur.

1. **Doyère, M.** *Mémoire sur les Tardigrades. Ann. Sc. Nat. 2e sér. T. 14. Zool. 1840.*
2. **Kaufmann, J.** *Ueber die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*
3. **Plate, L.** *Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat., Ont. 3. Bd. 1888.*
4. **Siebold, C. Th. von.** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848. pag. 552 u. 553.*

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00352391 7
nhinvz QL955.K84
v. 1 Lehrbuch der vergleichenden Entwi